

Kalastuksen aiheuttaman valinnan seuraukset:  
Jälkeläisten persoonallisuuserot ja  
niiden yhteys kannibalismiin ahvenella

Erika Sininärhi

Pro gradu -tutkielma  
Oulun Yliopisto  
Biologian tutkinto-ohjelma  
Joulukuu 2020

# Sisällysluettelo

<b>Johdanto</b>	<b>3</b>
1.1. Ihmisen aiheuttama evoluutio	3
1.2. Persoonallisuus osana eläinten käyttäytymisvaihtelua	6
1.2.1. Persoonallisuuden evolutiivinen ja ekologinen merkitys	7
1.3. Kalastuksen aiheuttama valinta	9
1.4. Ahven tutkimuskohteena	12
1.5. Tutkimuksen tarkoitus	13
<b>Menetelmät</b>	<b>15</b>
2.1. Suorituspaikka ja -aika	15
2.2. Tutkimusmateriaali	15
2.3. Koeasetelma	16
2.4. Mittaukset	18
2.4.1. Esikokeet	18
2.4.2. Käyttäytymistä kuvaavat aika-arvot	18
2.4.3. Ahventen pituus ja paino	19
2.4.4. Lämpötila ja happipitoisuus	19
2.5. Tilastollinen testaaminen	19
<b>Tulokset</b>	<b>22</b>
3.1. Yksilöiden käyttäytyminen ja sen toistettavuus	22
3.2. Pääkomponentit ja persoonallisuusdimensiot	22
3.3. Käyttäytymisvaihtelua selittävät tekijät	23
3.3.1. Ahventen kasvu ja sen vaikutus käyttäytymiseen	24
3.3.2. Käyttäytymiserot kalastusvalintalinjojen välillä	26
3.3.3. Kokoriippuvaliset käyttäytymiserot kalastusvalintalinjojen välillä	27
<b>Pohdinta</b>	<b>30</b>
4.1. Persoonallisuuden ja kasvunopeuden kytkös	32
4.2. Kalastuksen suora vaikutus kalojen käyttäytymiseen	33
4.3. Kalastuksen epäsuorat vaikutukset kokoriippuvaliseen käyttäytymiseen	36
4.4. Kalastuksen ekologiset ja evolutiiviset vaikutukset	37
4.4.1. Fenotyypin ominaisuuksien periytyminen ja muutosten havaitseminen seuraavassa sukupolvessa	37
4.4.2. Kalastusvalinnan vaikutukset käyttäytymiseen	39
4.4.3. Kalastusvalinnan populaatiotason vaikutukset	41
4.4.4. Kalastuksen evolutiiviset vaikutukset	42
<b>Yhteenveto</b>	<b>44</b>
<b>Kiitokset</b>	<b>46</b>
<b>Lähteet</b>	<b>47</b>

# 1. Johdanto

Ihmisen ja luonnonvaraisten eläinten väliset vuorovaikutukset voivat muuttaa eläinyksilöiden käyttäytymistä peruuttamattomasti evoluution kautta (Geffroy ym. 2015). Käyttäytyminen on avaintekijä, jonka avulla yksilö voi sopeutua epävakaiseen elinympäristöön, ja organismien kyky käyttäytyä kunkin olosuhteen mukaisesti määrittää, miten hyvin ne menestyvät uudessa elinympäristössä (Sih ym. 2011). Täten yksilöiden käyttäytymisessä tapahtuneet muutokset vaikuttavat myös koko populaation sekä alueen eliöyhteisön kelpoisuuteen (Geffroy ym. 2015).

## 1.1. Ihmisen aiheuttama evoluutio

Luonnonvalinnan kautta evoluutio käynnistyy, jos 1) lajilla esiintyy yksilöllisiä eroja tietyssä piirteessä, 2) kyseisen piirteen yksilölliset erot liittyvät yksilöiden välillä esiintyviin selviytymis- sekä lisääntymiskykyjen eroihin eli kelpoisuuseroihin ja 3) kyseinen piirre on periytyvä niiden jälkeläisille (Endler 1986). Valinnan kohteena toimiva ilmiö, eli fenotyyppi, on fysiologisista, käyttäytymis- ja elinkierto-ominaisuuksista sekä muista ympäristön vaikutuksen alaisista piirteistä koostuva kokonaisuus, jossa erilaiset piirteet kuten yksilön kasvunopeus ja persoonallisuus korreloivat keskenään (Réale ym. 2007, 2010). Valinta suosii erilaisia fenotyyppisiä riippuen vallitsevista ympäristöolosuhteista, ja sen tuloksena kelpoisuuden kannalta edulliset fenotyypit yleistyvät (van Buskirk ym. 1997). Yhteen ominaisuuteen kohdistunut valinta saattaa vaikuttaa siihen kytkeytyneisiin muihin ominaisuuksiin ja aiheuttaa niissä muutoksia (Uusi-Heikkilä ym. 2008). Ominaisuuksien korrelaatioiden vuoksi erilaiset ekologiset olosuhteet, jotka suosivat tietynlaisia ominaisuuksia, saattavat vaikuttaa koko fenotyypin muodostavaan kokonaisuuteen (Réale ym. 2010).

Lähes kaikki organismit elävät ympäristössä, joka on muuttunut ihmisen toiminnan vaikutuksesta, mikä on saattanut johtaa evolutiivisiin muutoksiin organismien erilaisissa piirteissä (Palumbi 2001, Sih ym. 2011). Teollisuusmelanismi, eli teollisuuden saasteiden ja muuttuneen saalistuspaineen seurauksena tummapigmenttisten hyönteisten suhteellinen lisääntyminen, on tunnettu esimerkki ihmisen aiheuttaman ympäristömuutoksen seurauksista (Majerus 2009, Grant 2012). Myös antibiootille vastustuskykyiset bakteerikannat ovat kehittyneet ihmisen aiheuttaman valinnan myötä antibioottien käytön lisääntyessä (Palumbi 2001). Ihmisen aiheuttama valinta voi olla myös tarkoituksenmukaista. Esimerkiksi domestikaatio on seurausta eläinten sopeutumisesta ihmisen määrittämiin ympäristöllisiin olosuhteisiin. Valinta voi myös kohdistua kesyyntymisen kannalta edullisiin

käyttäytymispiirteisiin tai jalostuksessa haluttuihin ulkoisiin piirteisiin (Kohane ja Parsons 1988).

Yksi tärkeimmistä ihmisen aiheuttamista valintapaineista on luonnon eläinten valikoiva pyynti (Sih ym. 2011). Ihmiset ovat saalistaneet luonnonpopulaatioista tiettyjä ominaisuuksia omaavia yksilöitä, kuten tietyn kokoisia, tietyn mallisia tai tietyllä tavalla käyttäytyviä yksilöitä (Allendorf ja Hard 2009). Saalistustapojen valikoivuuden ja tehokkuuden vuoksi ihmistä on pidetty ”superpetona”, jonka toiminnalla on maailmanlaajuinen vaikutus (Darimont ym. 2015). Valikoivan pyynnin aikaansaama valinta alkoi saada runsasta huomiota vasta 1990-luvulla, sillä aikaisemmin monet olivat kieltäytyneet hyväksymästä, että ihmisten harjoittamalla elinkeinoilla ja harrastuksilla saattaa olla evolutiivisia seuraamuksia (Kuparinen ja Festa-Bianchet 2017).

Pyynnin aiheuttamat evolutiiviset muutokset voivat olla nopeita ja voimakkaita, jos ihminen harjoittaa esimerkiksi voimakkaasti valikoivaa metsästystä tai kalastusta (Darimont ym. 2009). Hendry ym. (2008) toteaa, että etenkin fenotyyppisten muutosten tahti on nopeampi ihmisen toimesta kuin luonnollisessa ympäristössä. Kalastajat ja metsästäjät aiheuttavat saalispopulaatioille huomattavasti enemmän aikuiskuolleisuutta kuin luonnolliset pedot (Darimont ym. 2015), sillä petojen kohteina ovat yleensä nuoret ja pienet yksilöt (Stenseth ja Dunlop 2009). Lisäksi luonnollisilla pedoilla on taipumus valita saaliikseen populaatiosta heikompia yksilöitä kuten aliravittuja ja sairaita yksilöitä (Pole ym. 2004, Penteriani ym. 2008). Sen sijaan ihminen saalistaa tehokkaasti suurikokoisia yksilöitä, eli usein lisääntymiskykyisiä aikuisia (Darimont ym. 2015).

Lisääntynyt aikuiskuolleisuus pyynnin aiheuttamana suosii nopeaa kasvua ja aikaista sukukypsyyttä (nopeampaa elinkiertoa). Lisääntyminen aiempaa pienikokoisempana ja nuorempana usein alentaa yksilön kelpoisuutta ja heikentää populaation lisääntymiskapasiteettia (Kuparinen ja Festa-Bianchet 2017). Ihmistoiminnan aikaansaama valinta toimii useimmiten vastakkaiseen suuntaan kuin luonnonvalinta (Carlson ym. 2007). Pyynnin aiheuttama valinta saattaa näin ollen säilyttää fenotyypppejä, jotka eivät ole optimaalisia vallitseviin ympäristöoloihin sopeutumisen kannalta, ja estää populaatiota saavuttamasta optimitilannetta, minkä tuloksena se voi haitata luonnon adaptiivisia prosesseja (Carlson ym. 2007).

Valikoiva pyynti vaikuttaa populaatioon myös muulla tavalla kuin evolutiivisesti muuttamalla populaation ikä- ja kokorakennetta. Poistamalla sukukypsiä yksilöitä pyynti voi alentaa populaatiotiheyttä ja vähentää yksilöiden välistä resurssikilpailua, mikä voi ilmetä nuorten yksilöiden nopeampana kasvuna (Kuparinen ja Merilä 2007). Tästä johtuen kalastuksen aiheuttamat muutokset voivat näyttää evolutiivisilta, vaikka ne saattavat olla peräisin vain tiheysmuutoksista.

Ihmisen aiheuttaman pyynnin ja sen vaikutusten tutkiminen on keskittynyt morfologisiin ja elinkierto-ominaisuuksiin (Diaz Pauli ym. 2015). Ulkoisten ominaisuuksien perusteella ihminen valitsee usein saaliinsa tarkoituksenmukaisesti, ja pyynti on tällöin usein voimakkaasti valikoivaa (Coltman 2008). Esimerkiksi trofee-metsästyksessä paksusarvilampaan (*Ovis canadensis*) sarven ja savanninorsujen (*Loxodonta africana*) syöksyhampaan suuri koko on metsästäjien suosima ominaisuus (Coltman ym. 2003, Chiyo ym. 2015). Näiden ominaisuuksien koko kasvaa iän myötä ruumiin koon kasvaessa, ja samalla niiden suuri koko parantaa myös yksilöiden parittelumenestystä (Coltman ym. 2003, Chiyo ym. 2015). Näin ollen populaation lisääntymiskyvyn kannalta arvokkaiden yksilöiden menettäminen voi muuttaa koko populaation ominaisuuksia (Coltman ym. 2003). Ihmisen harjoittama valikoiva pyynti johtaa lopulta siihen, että ihmisten saalistamat fenotyypit harvenevat ja ei-haluttujen yksilöiden piirteet yleistyvät luonnonpopulaatiossa (Allendorf ja Hard 2009).

Viimeaikaisissa tutkimuksissa on havaittu, että ulkoasuun pohjautuvan suoran valinnan lisäksi pyynnin aiheuttama valinta voi kohdistua myös saaliseläinten käyttäytymiseen (Leclerc ym. 2017). Valinta kohdistuu käyttäytymiseen, jos tietynlainen käyttäytymismalli lisää saaliiksi joutumisen riskiä (Uusi-Heikkilä ym. 2008). On myös havaittu, että yksittäiset käyttäytymispiirteet voivat altistaa yksilöitä eri tavoin pyynnille (Uusi-Heikkilä ym. 2008). Eläinten käyttäytymiseen perustuva pyynti onkin usein ”tiedostamatonta” (Ciuti ym. 2012). Esimerkiksi saksanhirvellä (*Cervus elaphus*) avoimessa ympäristössä rohkeasti liikkuvat yksilöt joutuvat todennäköisemmin metsästetyksi kuin piilossa pysyttelevät yksilöt (Ciuti ym. 2012). Eläinten käyttäytymiseen kohdistuvasta valinnasta, ja sen suorista ja epäsuorista vaikutuksista populaatiotasolla tiedetään vielä varsin vähän.

## 1.2. Persoonallisuus osana eläinten käyttäytymisvaihtelua

Eläinten persoonallisuudella tarkoitetaan yksilöllisiä eroja käyttäytymisessä, ja/tai erilaisten käyttäytymispiirteiden keskinäisiä korrelaatioita (Réale ja Dingemanse 2010). Eläinten yksilöllinen käyttäytyminen on kiinnostanut tutkijoita enenemissä määrin vasta 2000-luvulta lähtien (Sih ym. 2004, Réale ym. 2007), mutta Huntingford (1976) on havainnut kalojen käyttäytymisessä yhdenmukaisuutta jo hyvin varhaisessa vaiheessa. Eroja yksilöiden persoonallisuudessa on tutkittu monilla taksoneilla; kuten nisäkkäillä (esimerkiksi Boon ym. 2008, Carter ym. 2014), linnuilla (Carere ym. 2005, King ym. 2015), matelijoilla (Mcevoy ym. 2015), hyönteisillä (Mather ja Logue 2013) ja kaloilla (Conrad ym. 2011). Yksilöiden yhdenmukainen käyttäytyminen on saanut vuosien aikana monta nimeä kuten eläinten persoonallisuus, temperamentti ja käyttäytymissyndrooma (MacKay ja Haskell 2015). Näitä termejä on käytetty synonyymeina, jotka ovat välillä hämmentäneet eri alojen tutkijoita (MacKay ja Haskell 2015).

Yksilön käyttäytymisen yhdenmukaisuudesta käytetään nimitystä toistettavuus, joka kertoo yksilön persoonallisuuspiirteiden pysyvyydestä eri aikoina ja eri tilanteissa (Réale ym. 2007). Eläinyksilöt reagoivat toisistaan poikkeavalla tavalla haasteisiin selviytyäkseen elinympäristössään (Dingemanse ym. 2004). Esimerkiksi erilaisissa vaaratilanteissa (kuten ruokailu pedon läsnä ollessa) toiset yksilöt ovat valmiita ottamaan riskin toistuvasti, kun taas toiset välttelevät riskinottoa aina vastaavissa tilanteissa (Huntingford ym. 2013). Persoonallisuuteen liittyvän käyttäytymisvaihtelun evolutiivisen merkityksen ymmärtämiseksi on tärkeä määrittää yksilöiden välisiä käyttäytymiseroja ja yksilöiden sisäistä yhdenmukaisuutta, ja toistettavuus on yleisesti käytetty työkalu sen selvittämiseen (van Dongen ym. 2010).

Persoonallisuuteen yhdistettyjä yksilöllisiä käyttäytymispiirteitä voidaan tarkastella kuten morfologisia ja elinkierto-ominaisuuksia (Réale ym. 2007). Erilaiset persoonallisuuspiirteet ovat tunnistettavissa yksilöiden moninaisina käyttäytymisvasteina saman populaation sisällä (Colchen ym. 2017). Persoonallisuuspiirteillä tarkoitetaan käyttäytymispiirteitä, joita Réale ym. (2007) jakaa viiteen tyyppiin; 1) rohkeus–ujous, 2) eksploratiivisuus–välttelevyys, 3) aktiivisuus–passiivisuus, 4) sosiaalisuus–epäsosiaalisuus ja 5) aggressiivisuus–säyseys. Aikaisemmissa tutkimuksissa käytetyt mittarit ovat seuraavia: 1) Ujoutta ja rohkeutta tutkitaan seuraamalla yksilön käyttäytymistä riskialttiissa tilanteessa esimerkiksi pedon läsnä ollessa (Réale ym. 2007). 2) Välttelevyyttä ja eksploratiivisuutta eli uteliasta käytöstä tuntematonta

kohtaan tutkitaan seuraamalla yksilön käyttäytymistä uuden virikkeen kohtaamisessa kuten uuden ympäristön, ruoan tai vieraan esineen kohtaamista (Réale ym. 2007). 3) Aktiivisuus usein määritetään tarkkailemalla yksilön yleistä aktiivisuutta riskittömissä ympäristössä (Réale ym. 2007). 4) Aggressiivisuutta tutkitaan havainnoimalla hyökkäävää käytöstä lajitoveria tai sitä esittävää kohdetta kohtaan (Réale ym. 2007). 5) Sosiaalisuutta usein mitataan tarkkailemalla yksilön käyttäytymistä lajitovereiden poissa tai läsnä ollessa, välttelevätkö yksilöt muita vai hakeutuvatko muiden seuraan (Réale ym. 2007). Persoonallisuuspiirteet ovat usein kytköksissä toisiinsa, ja näitä kytköksiä kutsutaan käyttäytymissyndroomaksi (Sih ym. 2004). Esimerkiksi aggressiivisuus ja rohkeus on todettu korreloivan keskenään kaloilla (Huntingford 1976, Bell 2005, Bell ja Sih 2007). Tässä tutkimuksessa käytetään ensisijaisesti termiä persoonallisuus viitattaessa eläinyksilöiden toistettaviin käyttäytymisominaisuuksiin ja käyttäytymissyndrooma tarkoittaessa kahden käyttäytymismuuttujan korreloivaa suhdetta.

POLS-teorian (engl. Pace Of Life Syndrome) mukaan käyttäytyminen on geneettisesti kytketty fysiologisiin ja elinkierto-ominaisuuksiin (Réale ym. 2010). Persoonallisuuspiirteet kuten aktiivisuus, rohkeus ja aggressiivisuus korreloivat elinkierto-ominaisuuksien kuten kasvunopeuden kanssa (Biro ja Stamps 2008, Réale ym. 2010). Teorian mukaan eri ominaisuudet kehittyvät toisiinsa kytkeytyneinä yksilöiden tai populaatioiden sopeutuessa tiettyihin ympäristöolosuhteisiin (Dammhahn ym. 2018). Ominaisuuksien kytkökset ilmenevät hitaan ja nopean elämäntahdin jatkumoina (Réale ym. 2010). POLS-teorian idea on verrattavissa r- ja K-valintaan puhuttaessa erilaisista elämänstrategioista (Dammhahn ym. 2018), mutta elämänstrategiat eroavat r- ja K-valinnan mukaan lajien välillä ja POLS-teorian mukaan taas lajin sisällä. Yksi POLS-teorian ennusteista on, että aktiivisemmat yksilöt kehittyvät nopeasti ja ovat lyhytikäisiä (Réale ym. 2010). Jos yksilö kasvaa nopeasti ja tulee sukukypsäksi aikaisemmin, yksilön kelpoisuus on usein huonompi, mutta se voi olla silti kannattava strategia kuolevuuden ollessa korkea (Dammhahn ym. 2018).

### 1.2.1. Persoonallisuuden evolutiivinen ja ekologinen merkitys

Réalen ym. (2007) mukaan persoonallisuus on periytyvä ominaisuus. Persoonallisuuden toistettavuus on edellytys sen periytymiselle, ja valinnan kohdistuessa periytyvään piirteeseen se voi johtaa evolutiiviseen muutokseen (Fisher 1930, Endler 1986). Persoonallisuuden toistettavuus vaihtelee eri piirteiden ja lajien välillä. Talitiaisella (*Parus major*) on tutkittu, että rohkeus ja eksploraatiivisuus ovat periytyviä ominaisuuksia (Dingemanse ym. 2002, van Oers

ym. 2004). Kolmipiikillä aktiivisuus, aggressiivisuus ja rohkeus on havaittu periytyviksi piirteiksi (Bell 2005, Dingemanse ym. 2009). Rohkeus ja aktiivisuus on todettu periytyviksi piirteiksi myös seepioilla (*Euprymna tasmanica*) (Sinn ym. 2006). Toisaalta Winneyn ym. (2018) mukaan varpusen (*Passer domesticus*) pesimäaktiivisuudessa ja eksploratiivisuudessa havaittiin periytyvyyttä, mutta ei rohkeudessa. Kortetin ym. (2014) mukaan taimenen (*Salmo trutta*) arkuutta kuvailevat käyttäytymispiirteet ovat periytyviä, mutta aggressiivisuuden, rohkeuden ja eksploratiivisuuden kohdalla merkitsevää periytyvyyttä ei havaittu. Toistettavuuden avulla voidaan arvioida käyttäytymispiirteen periytyvyyden ylärajaa, sillä toistettavuus käsittää sekä geneettisiä että ympäristöllisiä eroja, kun taas periytyvyys sisältää vain yksilöiden välisiä geneettisiä eroavaisuuksia (Lessells ja Boag 1987, Dohm 2002). Kuitenkin geneettiset erot ovat todennäköisesti merkittävimpiä vaikuttajia eläinten persoonallisuuden vaihteluihin (Dochtermann ym. 2014). Luonnonvalinta voi suosia tietynlaista käyttäytymismallia, jonka seurauksena suosittu käyttäytymispiirre yleistyy populaatiossa (Dingemanse ja Réale 2005). Lisäksi Biron ja Stampsin (2008) mukaan valinta suosii periytyviä eroja persoonallisuuspiirteissä, sillä nämä piirteet edesauttavat ylläpitämään yksilöiden välistä vaihtelua kasvunopeudessa ja/tai lisääntymiskyvyssä. Esimerkiksi vanhempien persoonallisuuden on havaittu vaikuttavan jälkeläisten kasvunopeuteen punaoravalla (*Tamiasciurus hudsonicus*) ja afrikanpingviinillä (*Spheniscus demersus*) (Boon ym. 2007, Traisnel ja Pichegru 2018).

Geneettisen perimän lisäksi persoonallisuus on osittain myös ympäristön, kokemuksen ja oppimisen muokkaamaa (Falconer ja Mackay 1996, Stamps ja Groothuis 2010, Edenbrow ja Croft 2013). Eläinten yksilöllinen käyttäytyminen on plastinen ominaisuus verrattuna esimerkiksi morfologiaan (Price ym. 2003). Persoonallisuus on genotyyppin ja ympäristön välisen vuorovaikutusten tulos (Urszán ym. 2015), ja persoonallisuuden muodostumisen kannalta yksilön kokemukset ympäristöstä ovat yhtä oleellisia vaikuttajia kuin geneettiset tekijät (Sébastien ym. 2016). Yleisimpiä yksilölliseen käyttäytymiseen vaikuttavia ekologisia tekijöitä ovat lajien sisäiset (sosiaalinen ympäristö) ja lajienväliset (predaatio, loiset) vuorovaikutukset, sekä ravinnonhankinta (Lima ja Dill 1990, Dingemanse ja Araya-Ajoy 2015). Esimerkiksi riski tulla saalistetuksi on avaintekijä yksilön aktiivisuuden ja rohkeuden kannalta, mikä aikaansaa merkittäviä yksilöiden välisiä eroja käyttäytymisessä (Urszán ym. 2015). Yksilöillä on mahdollisuus muuttaa omaa käyttäytymistään olosuhteiden muuttuessa, esimerkiksi predaatiolle altistuessa (Bell 2013). Riskinotto on käyttäytymistä, joka parantaa resurssien hankintaa, mutta samalla lisää kuolleisuusriskiä (Mathot ym. 2015). Yksilölliset erot



riskinottotaipumuksessa ovat yleisiä eri taksonissa (Mathot ym. 2015). Ne voivat johtua yksilöiden geneettisistä eroista tai kehityksen plastisuudesta, mutta niitä parhaiten selittävät yksilölliset erot käyttäytymisessä (Mathot ym. 2015).

Persoonallisuus muotoutuu myös lajin sisäisissä vuorovaikutuksissa eli sosiaalisessa ympäristössä (Heitor ym. 2009). Esimerkiksi monet kalalajit elävät ryhmissä, jolloin sosiaalinen ympäristö vaikuttaa yksittäisten kalojen käyttäytymiseen (Magnhagen 2012, Härkönen ym. 2019). Sosiaalinen ympäristö on tärkeä osatekijä persoonallisuuden kehityksen kannalta, koska erilaisiin käyttäytymisiin kohdistuvat valintapaineet ilmenevät monimuotoisesti lajitovereiden välisissä vuorovaikutuksissa (Dingemanse ja Araya-Ajoy 2015). Persoonallisuuden muodostumiseen vaikuttaa esimerkiksi sisarusten välinen resurssikilpailu (esimerkiksi ravintokilpailu voi vaikuttaa erityisesti aggressiivisuuden ja sosiaalisuuden kehitykseen: Carere ym. 2005), sosiaalinen rooli ryhmässä (tiettyyn tehtävään/rooliin erikoistuminen ryhmässä synnyttää ja ylläpitää persoonallisuuseroja: Carter ym. 2014) ja dominanssiasema sosiaalisessa hierarkiassa (aggressiivisuus, aktiivisuus ja rohkeus vaihtelevat yksilön dominanssiaseman mukaisesti: Colléter ja Brown 2011).

Ryhmässä eläminen tehostaa ravinnonhankintaa, mutta parvessa elävillä yksilöillä on lisäksi alempi predaatoririski kuin yksin elävillä yksilöillä (Hoare ym. 2000). Ryhmän suojautumiskäyttäytymisiä on tutkittu runsaasti nisäkkäillä ja hyönteisillä (esimerkiksi Wrona ja Dixon 1991, Thaker ym. 2010). Ryhmässä eläminen tarjoaa suojaa predaatiota vastaan laimennusefektin ja sekasorron avulla, ja ryhmässä voi hyötyä muilta yksilöiltä saadusta tiedosta esimerkiksi predaatoririskistä ja ravinnonlähteistä (Krause ja Ruxton 2002). Parvessa sosiaalisen informaation siirtyminen johtaa tehokkaampaan päätöksentekoon (Ward ym. 2011).

### **1.3. Kalastuksen aiheuttama valinta**

Käyttäytymispiirteet yhdessä morfologisten ja elinkierto-ominaisuuksien kanssa muodostavat yksilön fenotyypin, joka vaikuttaa yksilön alttiuteen joutua saaliiksi (Uusi-Heikkilä ym. 2008). Jos kalastus valikoi ominaisuuksia, joissa on geneettisiä eroja yksilöiden välillä, se voi johtaa evolutiiviseen muutokseen populaatiossa (Heino ym. 2015).

Kalastajilla on taipumus valikoida saaliikseen suurempia ja sitä kautta vanhempia yksilöitä. Kalastuksen kokovalikoivuutta edesauttaa myös saaliille asetetut minimikoot (Biro ja Post 2008). Myös verkon silmäkoko määrää verkkokalastuksen saaliita ensisijaisesti niiden koon

perusteella (Regier ja Robson 1966). Kokovalikoiva kalastus voi kohdistua epäsuorasti elinkierto-ominaisuuksiin kuten sukukypsyyteen, lisääntymiseen ja kasvuun (Heino ym. 2015). Kalastuksen aiheuttama valinta voi johtaa varhaisempaan sukukypsyyteen pienemmässä koossa (Olsen ym. 2004), nuorten yksilöiden hitaampaan kasvunopeuteen (Walsh ym. 2006) ja aikuisikäisten yksilöiden kasvunopeuden hidastumiseen (Alós ym. 2014). Kalastuksen aiheuttama valinta suosii nopeaa elinkiertoa, koska lisääntymisen lykkääminen ei ole enää kannattavaa saaliiksi joutumisen riskin ollessa korkea myöhemmällä iällä (Heino ym. 2015).

Valtaosa kalastuksen vaikutusta käsittelevistä tutkimuksista keskittyy elinkierto-ominaisuuksiin ja morfologisiin piirteisiin (Diaz Pauli ym. 2015). Kalastuksen moninaisia vaikutuksia onkin tutkittu valtaosin kokovalikoivan kalastuksen kuten verkkokalastuksen suhteen (Shoup ja Ryswyk 2016). Kuitenkin erilaiset kalastusmenetelmät valikoivat saaliinsa eri perustein (Gabriel ym. 2007). Sen sijaan vapakalastuksessa valikoidaan saaliita kalojen käyttäytymisen perusteella hyödyntäen erityisesti kalojen aktiivista ruokailu- ja riskinottokäyttäytymistä (Diaz Pauli ja Sih 2017), joten tässä tapauksessa käyttäytymispiirteet määrittelevät yksilön kalastusalttiuden ja sitä kautta selviytymisen ja kelpoisuuden (Biro ja Post 2008).

Kalastuksen aiheuttama valinta voi kohdistua suoraan käyttäytymiseen (Law 2000, Enberg ym. 2012). Garrettin (2002) ja Philippin ym. (2009) mukaan riski joutua saaliiksi vapakalastuksessa on osittain geneettisesti periytyvä ominaisuus. Onginnassa riski joutua saaliiksi liittyy voimakkaammin käyttäytymiseen kuin kokoon (Uusi-Heikkilä ym. 2008, Härkönen ym. 2014, Alós ym. 2016). Passiiviset kalastusmenetelmät kohdistavat valintaa suoraan kalojen käyttäytymiseen (Diaz Pauli ja Sih 2017), ja kalastukselle alttiit yksilöt ovat aktiivisia, rohkeita ja/tai eksploraatio-taipuvaisia (Biro ja Post 2008, Härkönen ym. 2016). Nämä käyttäytymispiirteet, jotka voivat olla kytköksissä kalastajan saaliiksi joutumisen riskiin eli kalastusalttiuteen, vaihtelevat eri yksilöillä ja ovat periytyviä ominaisuuksia (Kortet ym. 2014, Alioravainen ym. 2020), joten kalastusvalinnalla on potentiaalinen evolutiivinen merkitys (Diaz Pauli ym. 2015). Esimerkiksi useiden tutkimusten mukaan rohkeat ja sosiaaliset yksilöt ovat alttiimpia vapakalastukselle kuin ujut ja epäsosiaaliset yksilöt (Biro ja Sampson 2015, Diaz Pauli ym. 2015, Louison ym. 2018). Rohkeus vaikuttaa ravinnonhankintaan, mikä puolestaan vaikuttaa predaatioriskiin (Andersen ym. 2018). Sosiaalisuus on myös monien lajien yksilöille tärkeä ominaisuus parinvalinnassa, saalistajien välttelemisessä, habitaatin valinnassa ja vaaroista tai ravinnon saatavuudesta tiedottamisessa (Krause ym. 2010, Wilson ym. 2014).

Käyttäytymissyndroomien myötä rohkeuteen kohdistuvalla vapakalastusvalinnalla voi olla merkittävä vaikutus myös sosiaaliseen käyttäytymiseen kuten parveutumiseen ja pesän puolustukseen (Arlinghaus ym. 2017). Tiettyjen käyttäytymispiirteiden poistaminen valikoivasti vaikuttaa populaation rakenteeseen, millä voi olla merkitystä populaation elinkykyyn ja kalatalouden tuottavuuteen (Diaz Pauli ym. 2015). Täten esimerkiksi vapakalastukselta säästyneistä yksilöistä koostuneet populaatiot voivat olla käyttäytymiseltään arempia verrattuna saman lajin kalastamattomiin populaatioihin, ja ilmiöstä käytetään nimitystä ujoussyndrooma (engl. timidity syndrome) (Arlinghaus ym., 2017).

Kalastuksen aiheuttama valinta voi vaikuttaa kaloihin suoraan tai epäsuorasti populaatiotasolla (Heino ym. 2015). Jos kalastuksesta johtuva kuolema valikoi kohteita yksilön koon tai käyttäytymisen perusteella, valinnan vaikutus saattaa ilmetä useissa piirteissä (Heino ym. 2015). Kun kalastus kohdistuu tiettyyn piirteeseen, se voi johtaa muutokseen muissa elinkierto-ominaisuuksissa, käyttäytymispiirteissä ja fysiologisissa piirteissä, koska nämä ominaisuudet usein kehittyvät kytköksissä toisiinsa (Réale ym. 2010). Useilla lajeilla havaittu koon pieneneminen voi olla suoran valinnan tulos luontaisen kasvun vähenemisen kautta ja/tai korreloiviin käyttäytymispiirteisiin kohdistuvan epäsuoran valinnan seuraus (Biro ja Post 2008). Käyttäytymiseen kohdistuva suora valinta voi saada aikaan evolutiivisia muutoksia korreloivissa elinkierto-ominaisuuksissa kuten kasvunopeudessa (Biro ja Post 2008), jota voidaan havaita esimerkiksi koon muutoksena. Esimerkiksi aktiiviset, rohkeat ja/tai aggressiiviset yksilöt kasvavat nopeammin, mikä todistaa persoonallisuuden ja kasvunopeuden kytköksen (Biro ja Stamps 2008). Myös kasvunopeuteen kohdistuvaa epäsuoraa valintaa tapahtuu, jos nopeakasvuiset yksilöt ovat kalastukselle alttiimpia niiden käyttäytymisen vuoksi riippumatta koosta (Biro ja Post 2008).

Kalastusvalinnan vaikutukset voivat ilmetä myös ravinnonhankinnan ja ruokailukäyttäytymisen kautta. Suuaukon koko rajoittaa ravintokohteen valinnan eri-ikäisillä petokaloilla, ja petokalat muuttavat ravintokohteita kasvun ja kehityksen myötä esimerkiksi planktoneista toisiin kaloihin. Tällaista koosta riippuvaista resurssinkäytön vaiheittaista muuttumista kutsutaan ontogeeniseksi ekolokeron siirtymiseksi (engl. ontogenic niche shift) (Werner ja Gilliam 1984, Galarowicz ja Wahl 2005). Ekolokeron siirtyminen vaihtelee yksilöittäin riippuen yksilöllisestä kasvunopeudesta (Post 2003). Useat tutkimustulokset osoittavat, että nopeasti kasvavat yksilöt ovat rohkeita ja ottavat riskejä ruokailukäyttäytymisen

suhteen, minkä seurauksena ne ruokailevat tehokkaasti ja siirtyvät aikaisessa vaiheessa ekolokerosta toiseen eli kalaravintoon (Réale ym. 2010, Biro ja Sampson 2015).

Kannibalismi on yksi nopean ekolokeron siirtymisen muoto, jota saattaa ilmetä hyvinkin varhaisessa ikävaiheessa saman ikäisiä lajitovereita vastaan (Johnson ja Post 1996, Post 2003). Kannibalismi liittyy kasvunopeuteen ja koon vaihteluun populaation sisällä (Colchen ym. 2019). Persoonallisuuden ja kannibalismin yhteys on yhä tuore tutkimusaihe, ja tutkimustuloksia löytyy edelleen hyvin niukasti (esimerkiksi Vallon ym. 2016, Torres ym. 2017). Pikkubassilla (*Micropterus dolomieu*) on havaittu yhteys kannibalismin ja käyttäytymispiirteiden välillä, ja uutta ympäristöä aktiivisesti tutkivat yksilöt käyttäytyivät rohkeasti kannibaalien läsnä ollessa (Smith ym. 2009). Erityisesti nopea kasvu ja aggressiivinen käytös lajitovereita kohtaan on liitetty kannibalismiin (Persson ym. 2000). Samaan aikaan nopea kasvu, rohkea ja aggressiivinen ruokailukäyttäytyminen saattavat nostaa riskiä joutua vapakalastuksen saaliiksi (Suski ja Philipp 2004, Biro ja Post 2008, Klefoth ym. 2017). Täten käyttäytymispiirteisiin kohdistuva kalastusvalinta saattaa vähentää kannibalismin esiintymistä populaatiossa, mutta näiden välistä yhteyttä ei ole toistaiseksi tutkittu kokeellisesti.

#### **1.4. Ahven tutkimuskohteena**

Tutkimuksessani käytän mallilajina ahventa (*Perca fluviatilis*), joka on Suomen yleisin kalalaji sekä tärkeä ammatti- ja vapaa-ajankalastajien saalislaji. Poikasvaiheessa ahven elää suurissa parvissa, mutta poikasvaiheen jälkeen yleensä pienemmissä ryhmissä (Persson 1988). Ahvenyksilöt saavat vaikutteita sosiaalisesta ympäristöstä ja mukautuvat käyttäytymiseltään oman ryhmän toimintaan, mutta mukautumisen aste riippuu kuitenkin yksilön alkuperäisestä persoonallisuudesta (Magnhagen 2012).

Ahvenia on käytetty runsaasti kohdelajina eläinten käyttäytymis- ja erityisesti persoonallisuustutkimuksissa (esimerkiksi Magnhagen ja Bunnefeld 2009). Ahvenen sosiaalisuus, habitaatin valinta ja ruokailukäyttäytyminen muuttuvat kehityksen myötä johtuen hyötyjen ja kustannusten muuttumisesta (Magnhagen 2015). Ahven käy läpi kolme ekolokeroa elinaikanaan (Persson ym. 2000). Ensin ahven syö ravinnokseen eläinplanktonia, 30–80 mm:n kokoisena ravinnonkohde siirtyy selkärangattomiin ja lopulta siitä tulee petokala 110–160 mm:n kokoisena (Persson 1988, Mittelbach ja Persson 1998). Ahven voi olla myös raju saalistaja lajitovereille, ja saaliin ja saalistajan välinen kokoero lisää kannibalismin riskiä

(Braband 1995, Magnhagen 2015). Heermannin (2007) ja Urbatzkan ym. (2008) mukaan tietyissä olosuhteissa 1–10 % alle vuoden ikäisistä ahvenpoikasista tulee piskivoreja aikaisessa elämänvaiheessa alle 28 mm:n kokoisina saalistaen ensin lahnan (*Abramis brama*) poikasia. Myös kannibalismi voi olla yhteydessä poikasten väliseen vaihteluun käyttäytymisessä ja/tai kasvunopeudessa, tai niiden kytköksissä.

### 1.5. Tutkimuksen tarkoitus

Kalastusvalinnan vaikutuksesta käyttäytymisominaisuuksiin luonnon populaatiossa tiedetään varsin niukasti (Heino ym. 2015), ja sen vaikutusta seuraavaan sukupolveen on tutkittu vielä vähemmän (Alioravainen ym. 2020). Kalojen persoonallisuuden perustuvan kalastusvalinnan on havaittu olevan tärkeä valintamekanismi kalastuksen kohteena olevien kalakantojen ominaisuuksien muotoutumisessa, mutta toistaiseksi tämän valintamekanismin evolutiivisia tai ekologisia vaikutuksia on tutkittu hyvin vähän kokeellisesti.

Tässä tutkimuksessa selvitän; vanhempien saaliiksi joutumisen, eli kalastusvalinnan, vaikutusta poikasten persoonallisuuteen, sekä poikasten kasvunopeus- ja käyttäytymiskytkösten yhteyttä kannibalismiin. Tutkimuksessa tehtiin valintalinjakoe (engl. selection experiment), joka tarjoaa mahdollisuuden tutkia evolutiivisia prosesseja kontrolloiduissa olosuhteissa (Kawecki ym. 2012). Eritaustaisten yksilöiden kasvatus samoissa oloissa (engl. common garden experiment) on kaloilla laajasti hyödynnetty menetelmä, jolla tunnistetaan geneettisiä eroavaisuuksia koepopulaatioiden välillä identtisissä ympäristöolosuhteissa (Ljungfeldt ym. 2014). Erilaiset valintalinjat voivat edustaa eri tavalla käsiteltyjä ja käsittelemättömiä populaatioita, joiden välisiä eroavaisuuksia tutkitaan kokeellisesti (Garland 2003). Tässä tutkimuksessa käytin koeyksilöinä 1-vuotiaita ahvenpoikasia, joiden vanhempien onginta-alttius on tutkittu ennen valintalinjojen luontia (L. Härkönen, julkaisematon). Vanhemmilla todettiin, että kalastusvalinta ei kohdistunut ahventen kokoon, vaan se kohdistui kalojen aktiivisuuteen (L. Härkönen, julkaisematon). Tässä tutkimuksessa valintalinjoja luotiin koeyksilöiden vanhempien kalastusalttiuden mukaan, joiden avulla tarkastelin, miten käyttäytymiseen kohdistuva kalastusvalinta ilmenee seuraavan sukupolven yksilöissä. Tutkin poikasten persoonallisuutta yksilöllisten käyttäytymiskokeiden avulla.

Ensiksi selvitin, miten ahvenpoikasten persoonallisuuserot ovat yhteydessä niiden kasvunopeuteen. POLS-teorian mukaan yksilöiden väliset erot kasvunopeudessa ovat

kytkeytyneet käyttäytymiseroihin (Réale ym. 2010). Oletetaan, että nopeasti kasvavat poikaset ovat rohkeampia, aktiivisempia ja aggressiivisempia kuin hitaasti kasvavat poikaset. Aktiiviset yksilöt voivat kasvaa nopeasti tehokkaan ravinnon hankinnan vuoksi, ja toisaalta niiden on myös jatkuvasti etsittävä ravintoa aktiivisesti ylläpitääkseen suurempaa ruumiinkokoa (Stamps 2007). Rohkeus myös tehostaa ravinnonhankintaa, kun rohkeat yksilöt uskaltavat ruokailla riskitilanteissa (Magnhagen ja Borcharding 2008) ja hyväksyvät uusia ravinnonkohteita (Wilson 1998).

Toiseksi tarkastelin kalastuksen suoria vaikutuksia käyttäytymiseen tutkimalla jälkeläisten käyttäytymiseroja seuraavassa sukupolvessa. Eri valintalinjojen poikasia vertailemalla tutkin, eroaako ongittujen ja/tai onkimiselta välttyneiden ahventen jälkeläisten persoonallisuus toisistaan suhteessa kalastamattomaan kontrollipopulaatioon. Aikaisemmissa tutkimuksissa on todettu, että vapakalastukselle alttiit yksilöt ovat käyttäytymiseltään aktiivisia, rohkeita ja/tai eksploraatio-taipuvaisia, ja että vaihtelu näissä piirteissä on osittain periytyvää. Sen sijaan passiiviset ja ujut yksilöt selviytyvät todennäköisemmin kalastukselta ja pääsevät lisääntymään. Olettaen, että alttiutta selittävät käyttäytymispiirteet ovat periytyviä, kalastukselta selviytyneiden ahventen jälkeläisten käyttäytyminen tukee ujoussyndrooman hypoteesia.

Kolmanneksi tutkin kalastusvalinnan mahdollisia epäsuoria vaikutuksia seuraavaan sukupolveen. Onginnassa kalan käyttäytyminen on usein saaliiksi jäämisen kannalta merkittävämpi tekijä kuin ruumiinkoko (esimerkiksi Härkönen ym. 2014). Persoonallisuuden ja kasvunopeuden kytkeytymisen seurauksena valikoiva kalastus voi vaikuttaa myös saman ikäisten poikasten kokovaihteluun ja kokoerojen mahdollisesti aiheuttamaan kannibalismiin. Eri kehitysvaiheessa olevat erikokoiset poikaset saattavat erota muun muassa sosiaaliselta käyttäytymiseltään (parvikäyttäytyminen vs. aggressiivisuus) sekä riskinotto taipumukseltaan riippuen esimerkiksi niiden pääasiallisesta ravinnonhankintastrategiasta (Mittelbach ym. 2014). Näin ollen myös kalastusvalinnan seuraukset voivat ilmetä eri tavoin erikokoisilla jälkeläisillä. Selvittääkseni tarkemmin, miten jälkeläisten käyttäytymisvaihtelu on yhteydessä suoraan kalastusvalintaan ja/tai epäsuorasti kasvueroihin, vertailin käyttäytymiseroja valintalinjojen välillä eri kehitysvaiheen poikasilla. Oletan, että etenkin hidaskasvuilla ahvenilla kalastukselta säästyneiden yksilöiden jälkeläiset ovat ujompia, kun taas nopeakasvuilla ahvenilla kalastetuiksi tulneiden yksilöiden jälkeläiset ovat rohkeampia kuin kontrolliryhmän jälkeläiset.

## **2. Menetelmät**

### **2.1. Suorituspaikka ja -aika**

Ahventen persoonallisuuden selvittämiseksi suoritin käyttäytymiskokeet aikavälillä 2.–18.6.2017 Luonnonvarakeskuksen Paltamon kalantutkimusasemalla (64.40°N, 27.52°E). Tutkimusasema on niin sanottu läpivirtauslaitos, ja sen käyttämä vesi oli peräisin aseman luoteispuolella sijaitsevasta Kivesjärvestä. Kivesjärven vettä käytin myös tässä tutkimuksessa käytettyjen koeareenoiden vesittämiseen. Kokeiden toteutusaikataulu perustui järviveden lämpötilaan, sillä liian kylmässä vedessä kalat ovat usein passiivisia (Stoner ja Sturm 2004). Kyseisenä vuonna poikkeuksellisen kylmän kevään ja myöhäisen jäidenlähdön vuoksi veden lämpötila lähti nousemaan vasta kesäkuun alussa.

### **2.2. Tutkimusmateriaali**

Tutkimusmateriaalina oli vuoden ikäisiä ahvenia, joiden vanhempien kalastusalttius tutkittiin käyttäytymis- ja ongintakokeen avulla syksyllä 2015 (L. Härkönen, julkaisematon). Vanhemmat olivat Oulujärveltä pyydystettyjen luonnonkannan ensimmäisen sukupolven jälkeläisiä, jotka esikasvatettiin luonnonmukaisessa Koppelolammessa kaksivuotiaiksi, jonka jälkeen siirrettiin Luonnonvarakeskuksen Paltamon kalantutkimusasemalle jatkokasvatukseen (tarkemmat tiedot koeyksilöiden vanhempien taustoista, Härkönen ym. 2017).

Keväällä 2016 emokalaston ahvenet jaettiin niiden kalastusalttiuden perusteella kolmeen ryhmään valintalinjojen muodostamiseksi; alttiiseen, ei-alttiiseen ja kontrolliin. Alttiiseen kuuluivat yksilöt, jotka tulivat kalastetuiksi ongintakokeessa, ei-alttiiden yksilöitä ei saatu onkimalla saaliiksi, ja kontrolliryhmä koostui satunnaisesti valikoiduista yksilöistä (alttiita ja ei-alttiita yksilöitä satunnaisesti sekaisin). Kalastusalttiustutkimuksen tulosten mukaan 36 % emoahvenista oli alttiita onginnalle, ja vapakalastus ei kohdistanut suoraa valintapainetta niiden kokoon, vaan niiden aktiivisuuteen (L. Härkönen, julkaisematon). Kustakin valintalinjasta muodostettiin kaksi 50 yksilön kuturyhmää, joiden annettiin lisääntyä vapaasti keskenään altaissa, joiden pohjalle asetetuilta keinoalustoilta hedelmöittyneet mätinauhat kerättiin haudontakaukaloihin.

Tämän tutkimuksen koeyksilöiden esikasvatus tehtiin tutkimuslaitoksen luonnonoloja vastaavissa maa-altaissa. Vastakuoriutuneet poikaset siirrettiin haudontakaukaloista maa-altaisiin kasvamaan luonnonravinnolla. Ensimmäisen talven läpi poikasia ylläpidettiin

luonnonravinnon turvin kannellisissa häkkimäisissä laatikoissa (0,4 m<sup>2</sup>), joita pidettiin virtaavissa ulkoaltaissa käyttäytymistestien ajankohtaan saakka. Yhdessä laatikossa talvehti kymmenen poikasta, jotka edustivat samaa valintalinjaa. Käyttäytymistestien alkaessa poikaset olivat pituudeltaan (keskiarvo ± keskihajonta) 63,02 ± 22,524 mm ja painoltaan 3,37 ± 0,21 g (Taulukko 1).

### 2.3. Koeasetelma

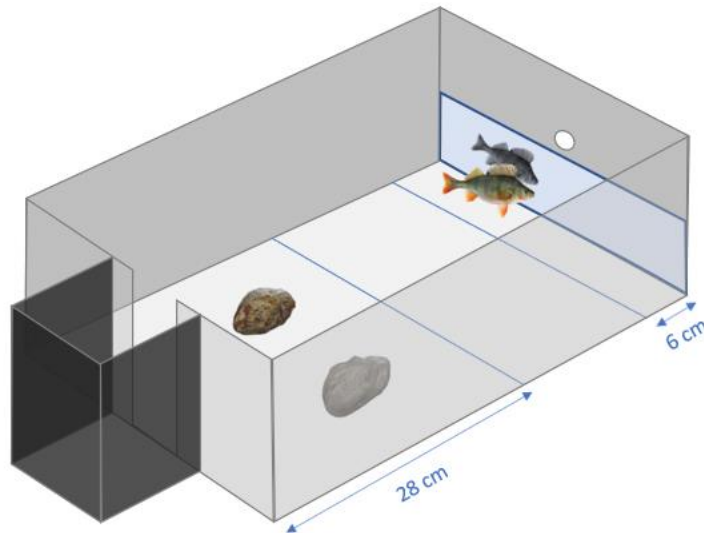
Persoonallisuuspiirteiden selvittämiseksi käytettiin niin sanottua avokenttätestiä (engl. open-field test, esimerkiksi Kortet ym. 2014, Vainikka ym. 2016, Money ym. 2016). Alkukasvatuksen ja talvehtimisen jälkeen käyttäytymiskokeeseen käytettävissä olleiden koeyksilöiden määrät olivat seuraavia; kalastusalttiiden vanhempien jälkeläisiä 123, kalastukselta selvinneiden vanhempien jälkeläisiä 85 ja kalastusalttiudesta riippumattoman kontrolliryhmän jälkeläisiä 110 yksilöä (Taulukko 1). Jokaiselle koeyksilölle tehtiin käyttäytymistestejä kahteen kertaan toistettavuuden määrittämiseksi (Kortet ym. 2014).

Muovilaatikkoon rakennettu käyttäytymisareena oli kooltaan 75,5 × 35,5 × 20 cm (Kuva 1). Areenassa oli vettä 8 cm syvyydeltä. Käyttäytymisareenan alkupäässä oli seinillä eristetty aloituslaatikko (15 × 15 cm), johon koeyksilö siirrettiin akklimoitumaan kolmeksi minuutiksi ennen varsinaisen testin alkua (kts. 2.4.1. Esikokeet). Testi alkoi, kun aloituslaatikon ovi nostettiin siihen kiinnitetyllä narulla ylös. Aloituslaatikon ulkopuolella käyttäytymisareena oli jaettu kahdella pohjaan piirretyllä viivalla kolmeen osaan; ensimmäiseen (aloituslaatikosta ensimmäiseen viivaan) ja toiseen sektoriin (ensimmäisestä toiseen viivaan) sekä niin sanottuun peilialueeseen (toisesta viivasta peilin peittämään päätyseinään). Sektoreiden rajoilla ei ollut minkäänlaisia esteitä, joten koeyksilöt pystyivät uimaan vapaasti eri sektoreiden välillä. Aloituslaatikossa lähimpänä olevassa ensimmäisessä sektorissa oli kaksi suojaa tarjoavaa kiveä.

**Taulukko 1.** Ahvenpoikasten lukumäärät ja niiden kokojen keskiarvot sekä keskihajonnat (SD) kolmella valintalinjalla eli kalastusalttiiden (altis), kalastukselta välttyneiden (ei-altis) ja kontrolliryhmän (kontrolli) jälkeläisillä

Valintalinja	n	Pituus (mm)	Paino (g)
Altis	123	61,533 ± 22,063	3,112 ± 3,441
Ei-altis	85	56,274 ± 22,769	2,833 ± 4,08
Kontrolli	110	70,211 ± 20,958	4,192 ± 3,587





**Kuva 1.** Kuva käyttäytymisareenasta, jossa ahvenpoikasten käyttäytymistä testattiin. Vesimäärää säätelevä sivussa oleva reikä ja pohjaan liimatut suojakivet tarjosivat jokaiselle testille mahdollisimman identtiset olosuhteet. (Kuva: Johannes Kari / Muokattu Alioravaisen ym. 2019 pohjalta)

Käytössä oli kaksi identtistä käyttäytymisareenaa, joten käyttäytymistestejä tehtiin kahdelle yksilölle yhtä aikaa. Kaksi käyttäytymisareenaa sijoitettiin vierekkäin ja ne eristettiin toisistaan peitekankaan avulla. Molemmat koearenat oli ympäröity kokonaan peitekankaalla, jotta kokeiden suorittajan liikkeet tai läsnäolo ei häiritsisi koeyksilöitä. Peitekangas toimi näköesteenä ja eristi myös koevirityelmien ulkopuolella olevat valot. Kokeiden tarkkailupiste oli peitteen toisella puolella. Käyttäytymisareenojen tapahtumia seurattiin kahden tietokoneeseen kytketyn videokameran kautta. Myös aloituslaatikoiden oviin kiinnitetyt narut vedettiin peitekankaan reikien läpi tarkkailupisteen puolelta, jotta kalat eivät häiriinny tarkkailijan liikkeistä kokeen alkaessa.

Hain testattavat ahventen poikaset talvehtimislaatikoista koetta edeltävänä päivänä ja pidin tutkimusaseman sisäaltaissa ( $0,4 \text{ m}^2$ ) yön yli kymmenen yksilön ryhmissä, joissa yksilöt olivat myös ulkoaltaiden laatikoissa. Jokainen testattava yksilö valittiin satunnaisessa järjestyksessä. Ennen testiä siirsin yksilöt yksi kerrallaan haavilla rauhoittumaan omaan kannelliseen tummanvärisen ämpäriin vähintään kymmeneksi minuutiksi. Kokeen alkaessa siirsin yksilön haavilla käyttäytymisareenan aloituslaatikkoon, ja kolmen minuutin akklimaatioajan päätyttyä avasin aloituslaatikon oven vetämällä siihen kiinnitettyä narua. Testiaika kesti kymmenen minuuttia yksilön liikkeellelähdestä, ja tallensin koko testi videolle. Odotin yksilön liikkeelle lähtöä aloituslaatikosta enintään 15 minuuttia aloituslaatikon oven avaamisesta. Jos testattava yksilö ei lähtenyt liikkeelle 15 minuutin kuluessa, keskeytin testin.

Suoritin ensimmäiset testit aikavälillä kello 7–14 ja samoille koeyksilöille toistot aikavälillä kello 15–24. Ensimmäisen ja toisen toiston välissä oli noin kahdeksan tuntia, ja pidin sen ajan jokaisen yksilön erikseen omassa kannellisessa ämpäriässä.

Kuvasin käyttäytymistestit videotallenteiksi myöhempää analyysia varten. Käytin kuvaukseen webkameraa (Logitech C922 Pro Stream), jonka asensin jokaisen käyttäytymisareenan yläpuolelle. Videoiden tallentamiseen käytin Debut Video Capture Software-ohjelmaa. Suoritin käyttäytymiskokeet Luonnonvarakeskuksen Paltamon kalantutkimusaseman kellaritilassa, jossa minimoin valaistuksen. Videokuvausta varten asensin käyttäytymisareenan ulkopuolelle pienet loistevaloputket. Asensin loistevaloputket niin, että ne eivät kohdistuneet suoraan käyttäytymisareenalle ja kalojen valoympäristö oli sopivan pehmeä ja himmeä.

## **2.4. Mittaukset**

### 2.4.1 Esikokeet

Ennen varsinaisia kokeita suoritin esikokeita sopivan akklimaatio-, kokonaiskoe- ja odotusaikojen määrittämiseksi. Käytin esikokeissa varsinaisten koeyksilöiden sisaruksia, jotka oli kasvatettu laitoksen sisätilan altaissa valintalinjoittain. Testasin kaksi yksilöä jokaisesta valintalinjasta, eli yhteensä kuusi yksilöä oli esikokeissa mukana.

Juuri ennen koetta jätin yksilön käyttäytymisareenan aloituslaatikkoon rauhoittumaan, ja testasin akklimaatioajaksi kolme ja viisi minuuttia. Esikokeen perusteella akklimaatioajaksi valitsin kolme minuuttia. Pidemmän ajan ei havaittu parantavan esimerkiksi yksilöiden liikkeellelähtötodennäköisyyttä (kts. Alioravainen ym. 2020). Valitsin kokonaistestiajaksi kymmenen minuuttia, sillä viimeistään seitsemän minuutin jälkeen kaikkien esikoeyksilöiden liikkuminen vakiintui. Toistojen väliseksi odotusajaksi valikoitui vähintään kahdeksan tuntia, jotta ehdin testata tietyn määrän yksilöitä päivän aikana. Esikokeen aikana mittasin ämpärin veden happipitoisuutta eri odotusajoilla ja tarkistin, että kokeiden suorituksen aikana ämpärin olosuhteet eivät muuttuneet ahvenille epäsuotuisiksi edes kahdeksan tuntia ylittävänä aikana.

### 2.4.2 Käyttäytymistä kuvaavat aika-arvot

Jokaisen koeyksilön kummallekin toistolle määritin yhteensä 12 aika-arvoa sekunteina; 1) uloslähtöaika aloituslaatikosta oven nostamisesta, 2) ensimmäinen saapumisaika areenan puoleen väliin (ensimmäisen viivan ylitysaika), 3) ensimmäinen saapumisaika peilialueelle (toisen viivan ylitysaika), 4) aloituslaatikossa viipymisen kokonaisaika ensimmäisen

uloslähdön jälkeen, 5) kokonaisaika ensimmäisessä sektorissa, 6) kokonaisaika toisessa sektorissa, 7) kokonaisaika peilialueella, 8) kokonaisaika ”jähmettyneenä” (tulkituin liikkumatta paikoillaan pysymistä jämähtämiseksi, engl. freezing; kts. Kortet ym. 2014), 9) jämähtämisaika ensimmäisessä sektorissa, 10) jämähtämisaika toisessa sektorissa, 11) jämähtämisaika peilialueella, 12) kokonaisaika suojakivien välittömässä läheisyydessä (kosketus kiveen, jämähtäminen kiven juureen). Aika-arvojen kirjaamisessa hyödynnettiin videotallenteita.

#### 2.4.3. Ahventen pituus ja paino

Toisen käyttäytymistestin jälkeen mittasin testatun yksilön pituuden ja painon. Mittausta varten koeyksilö nukutettiin käyttäen bentsokaiinia (40 mg/l) mittauksen aiheuttaman stressin minimoimiseksi. Yksilön paino punnittiin ja ruumiin pituus pyrstöevän kärjestä kuonon kärkeen mitattiin puntarilla, johon oli asetettu myös viivoitin.

#### 2.4.4. Lämpötila ja happipitoisuus

Käyttäytymiskokeen ajalta kirjasin ylös päivittäinen veden lämpötilan ja happipitoisuuden, jotka voivat olla kalojen aktiivisuuteen vaikuttavia abioottisia tekijöitä (Stoner 2004, Løkkeborg ym. 2010). Testijakson aikana veden lämpötila vaihteli 6,2–9,1 °C ja happipitoisuus 9,3–11,1 mg/l.

### **2.5. Tilastollinen testaaminen**

Aineiston tilastollisissa analyysissä käytin ohjelmistoa SPSS (IBM SPSS for Windows Statistics 24. versio, IBM Corporation 2019). Tilastollisia analyyseja varten käytin mitattuja aika-arvoja muodostamaan käyttäytymistä kuvaavia muuttujia. Varsinaisissa analyyseissä käytin seitsemää käyttäytymismuuttujaa: 1) ensimmäinen uloslähtöaika aloituslaatikosta, 2) ensimmäisen viivan ylitysaika, 3) toisen viivan ylitysaika, 4) kokonaisaika aktiivisesti liikkuneena sektoreilla 1 ja 2 (peilittömissä osissa), 5) jämähtämistä kuvaavien käyttäytymisvasteiden ajan osuus testiajasta, 6) kokonaisaika peilialueella ja 7) kokonaisaika aktiivisesti liikkuneena peilialueella. Käytin aika-arvoa sellaisena muuttujissa 1, 2 ja 3, kun taas muuttujissa 4, 6 ja 7 on käyttäytymiseen kuluneen ajan summa, tai sen osuus testiajasta (muuttuja 5). Nimesin analyyseissa käytetyt seitsemän käyttäytymismuuttujaa selkeyden vuoksi seuraavasti: 1) uloslähtöaika, 2) ensimmäisen viivan ylitysaika, 3) toisen viivan ylitysaika, 4) sektoriaktiivisuus, 5) jämähtäminen, 6) peilausaika ja 7) peilausaktiivisuus. Mikäli testattava yksilö ei lähtenyt liikkeelle 15 minuutin kuluessa, yksilön liikkeelle

lähtöajaksi annettiin 900 sekunnin maksimiarvo (Mazué ym. 2015). Aineiston normaalisuuden parantamiseksi tein luonnollisen logaritmimuutoksen kaikille käyttäytymistä kuvaaville muuttujille. Määritin jokaisen käyttäytymistä kuvaavan muuttujan toistettavuutta Intraclass Correlation Coefficient (ICC) -menetelmän avulla (Lessells ja Boag 1987).

Pääkomponenttianalyysi (engl. Principal Component Analysis (PCA)) tiivistää moniulotteista aineistoa vähentäen sen ulottuvuuksia ja yksinkertaistaen datan sisältämiä arvoja menettämättä liikaa aineiston informaatiota, jolloin voidaan keskittyä alkuperäisen aineiston olennaisiin piirteisiin. Pääkomponentit kertovat aineiston sisältämien arvojen vaihteluista, jotka kuvailevat parhaiten kerätyn aineiston pääpiirteitä. Persoonallisuustutkimuksessa pääkomponenttianalyysin avulla voidaan tunnistaa, mitkä muuttujat kuvaavat samanlaista käyttäytymistä, ryhmittää ne keskenään ja nimetä pääkomponentteja parhaiten kuvaavien käyttäytymispiirteiden mukaisesti. Otin kaikki toistettavat käyttäytymismuuttujat mukaan pääkomponenttianalyysiin ja käytin saatuja pääkomponentteja kuvailemaan tiettyjä persoonallisuuspiirteitä. Ensin tein pääkomponenttianalyysin ensimmäiselle ja toiselle toistolle erikseen. Käytin pääkomponenttien rotaatiomenetelmää (engl. Orthogonal varimax rotation) mahdollistaakseni suoran vertailun testien välillä ja parantaakseni ominaisarvoa ja sen kautta tulkittavuutta. Molempien toistojen analyysit antoivat kaksi pääkomponenttia (ominaisarvo eli Eigenvalue > 1). Kummallakin toistolla kaikilla seitsemällä muuttujalla kommunaliteetit ylittivät selvästi 50 % (extraction-arvo yli 0,500), joten pidin kaikki muuttujat mukana analyyseissa. Komponenttimatriisien loading-arvojen vertailussa toistojen väliset erot olivat kaikilla muuttujilla hyvin pieniä (huomattavasti alle 30 %), mikä mahdollisti kahden toiston yhdistämisen (Kekäläinen ym. 2014; Dingemanse ym. 2007).

Pääkomponenttianalyysin jälkeen tutkin käyttäytymiseen vaikuttavia tekijöitä tarkemmin. Analysoin monimuuttujamenetelmien eli lineaaristen sekamallien avulla (engl. Linear mixed models), miten yksilön pituus vaikuttaa sen käyttäytymiseen ja miten eri valintalinjojen yksilöiden käyttäytyminen eroaa toisistaan. Vastemuuttujina olivat pääkomponenttianalyysistä saadut pääkomponentit (PC1 ja PC2). Kiinteinä selitettävinä muuttujina mallissa olivat valintalinja ja yksilön pituus, sekä satunnaismuuttujana alkuallas eli koeyskilön kasvatusallas. Ympäristömuuttujat kuten veden lämpötilan, hapen ja testipäivän vaikutukset toimivat lineaarisina kovariaatteina. Mallinvalinnan kriteerinä käytettiin AIC-arvoja (engl. Akaike's information criteria), ja tein askeltavan mallinvalinnan poistamalla yksitellen muuttujia (engl.

backward selection). Myös valintalinjan ja pituuden interaktiota testattiin, mutta se karsiutui mallista pois mallin AIC-arvon perusteella.

Yleisen sekamallianalyysin perusteella yksilöiden persoonallisuus oli voimakkaasti kytköksissä niiden kasvunopeuteen kaikissa valintalinjoissa. Selvitin, vaikuttaako kalastusvalinta eri tavoin käyttäytymiseen eri ontogeneettisen kehitysvaiheen poikasilla. Jaottelin yksilöt jatkoanalyyseissä kokoluokkiin kuvastamaan eri kehitysvaiheita (pienet, eli planktonsyöjät, < 70 mm, ja isot, eli kalaravintoon siirtyneet, > 70 mm; luokittelu Heermannin ym. (2007) mukaan). Pienten yksilöiden pituuden keskiarvo oli 50,12 mm (hajonta 37–69 mm) ja isojen keskiarvo 95,17 mm (72–118 mm). Aineistosta puuttui yksilöitä, joiden pituus olisi ollut 70–71 mm, joka oli myös luokittelun raja-arvo. Pienten kokoluokkaan luokittelin 224 yksilöä (70 % aineistosta) ja isojen kokoluokkaan 94 yksilöä (30 % aineistosta). Luokittelun jälkeen molemmille kokoluokille tein sekamallianalyysin aiemman mallirakenteen mukaisesti.

### **3. Tulokset**

#### **3.1. Yksilöiden käyttäytyminen ja sen toistettavuus**

Jokaiselle 318 koeyksilölle tehtiin käyttäytymistesti kaksi kertaa toistettavuuden määrittämiseksi, eli toistoinen testejä suoritettiin kaiken kaikkiaan 636 kappaletta. Yhteensä 423 (66,5 %) testissä ahvenenpoikanen lähti liikkeelle aloituslaatikosta 15 minuutin testiajan kuluessa. Täten poikaset lähtivät liikkeelle noin kahdessa kolmasosassa käyttäytymiskokeista. Poikaset lähtivät liikkeelle todennäköisemmin ensimmäisellä testikerralla (70,1 %) kuin toisella kerralla (62,9 %). Liikkeellelähthöajan keskiarvo oli  $501,69 \pm 360,41$  sekuntia kokeen aloituksesta (vaihteluväli 1–898 sekuntia), kun mukaan laskettiin myös liikkeelle lähtemättömät, jotka saivat maksimiajan (900 sekuntia). Laatikosta poistumisen jälkeen poikaset pysyivät liikkumattomina kokeen aikana (jähmettymisaika) keskimäärin 363,59 sekuntia (40,4 % kokonaisajasta). Kokonaisaktiivisuusajasta (236,41 sekuntia) käytettiin ”peilaamiseen” keskimäärin 188,21 sekuntia (eli 79,6 % oli aktiivista liikkumista peilialueella). Muiden käyttäytymismuuttujien keskiarvot on esitetty Taulukossa 2. Kaikki jatkoanalyysissä käytetyt käyttäytymismuuttujat olivat tilastollisesti toistettavia ( $ICC \geq 0,189$ ,  $P < 0,001$ , Taulukko 1), ja sen vuoksi heijastivat koeyksilöiden persoonallisuutta. Toistettavuus vaihteli välillä 0,189–0,272. Käyttäytymisarvoista alhaisin toistettavuus oli ensimmäisen viivan ylitysajalla ja korkein toistettavuus oli ns. jämähtämisarvolla.

#### **3.2. Pääkomponentit ja persoonallisuusdimensiot**

Kummatkin yksilön toistot yhdistävä pääkomponenttianalyysi antoi tulokseksi kaksi merkitsevää (Eigen-arvo  $> 1$ ) pääkomponenttia kuvaamaan poikasten käyttäytymisvaihtelua. Niiden alkuperäiset ominaisarvot (Eigen-arvot) olivat ensimmäisellä pääkomponentilla (PC1) 4,422 ja toisella (PC2) 1,792 (Taulukko 2). Pääkomponentit selittivät yhteensä 88,8 % muuttujien arvojen vaihtelusta.

**Taulukko 2.** Ahvenpoikasten käyttäytymiselle määritetyt käyttäytymismuuttujat, niiden keskiarvot, toistettavuus (ICC) ja niiden tilastolliset merkitsevyysarvot sekä pääkomponenttianalyyseistä saadut pääkomponentit (PC1 ja PC2)

Muuttuja	Keskiarvo $\pm$ SD	<i>R</i> (ICC)	<i>P</i>	PC1	PC2
Uloslähtöaika	501,69 $\pm$ 360,41 sek	0,191	< 0,001	0,06	0,914
1. viivan ylitysaika	246,12 $\pm$ 271,54 sek	0,189	< 0,001	-0,349	0,911
2.viivan ylitysaika	250,53 $\pm$ 269,02 sek	0,192	< 0,001	-0,316	0,922
Sektoriaktiivisuus	48,20 $\pm$ 67,66 sek	0,242	< 0,001	0,825	-0,200
Jämähätäminen	0,61 $\pm$ 0,39	0,272	< 0,001	-0,973	0,054
Peilausaika	277,22 $\pm$ 248,15 sek	0,246	< 0,001	0,820	-0,484
Peilausaktiivisuus	188,21 $\pm$ 202,27 sek	0,243	< 0,001	0,940	-0,118
Eigen-arvot				4,422	1,792
Varianssi (%)				63,178	25,600

Suorakulmaisen rotaation rotatoitujen komponenttien matriksin (engl. Rotated component matrix) perusteella tulkittiin poikasten eroja persoonallisuussuunnissa, ja sen arvot PC1:lle ja PC2:lle on esitetty Taulukossa 2. Tuloksen mukaan PC1 ilmensi positiivisesti yksilön sektoriaktiivisuutta, peilailuaikaa sekä peiliaktiivisuutta, ja negatiivisesti arkuutta. Nämä ovat piirteitä, jotka positiivisia arvoja saadessaan kuvaavat aktiivista liikkumista areenalla yleisesti ottaen, mutta myös erityisesti aktiivista liikkumista peilin edessä. Negatiivisia arvoja saavat yksilöt olivat koeajan jähmettyneinä areenalla yleisesti ja pysyivät pääosin liikkumattomina peilialueella ollessaan. Täten PC1 nimettiin aktiivisuus-komponentiksi. Aktiivisuus-komponentin arvot olivat toistettavia (ICC:  $R = 0,285$ , CI 0,181–0,383,  $P < 0,001$ ).

Toinen pääkomponentti (PC2) ilmensi positiivisesti laatikosta uloslähtöaikaa, sekä ensimmäisen ja toisen viivan ylitysaikojä. Positiivisia arvoja saaneet lähtivät nopeasti liikkeelle ja etenivät areenalla nopeammin (ylittivät viivat aiemmin), kun taas negatiivisia arvoja saavat jäivät useammin lähtölaatikkoon, ja niillä kesti kauan ylittää viivat. Edellä mainitut piirteet viittaavat yksilön rohkeuteen poistua suojasta sekä liikkua avonaisella vieralla areenalla, ja täten PC2 nimettiin rohkeus-komponentiksi. Myös rohkeus-komponentin arvot olivat yksilöllisesti toistettavia (ICC:  $R = 0,235$ , CI 0,128–0,336,  $P < 0,001$ ).

### 3.3. Käyttäytymisvaihtelua selittävät tekijät

Sekamallianalyyseissä kiinteiden vaikutusten tulokset kertoivat päävaikutuksista käyttäytymiseen (Taulukko 3). Sen mukaan ahvenpoikasten käyttäytymisvaihtelua sekä aktiivisuudessa (PC1) että rohkeudessa (PC2) selitti tilastollisesti merkitsevästi poikasten pituus ( $P < 0,001$ ; kts. kohta

3.3.1.). Lisäksi aktiivisuus erosi valintalinjojen välillä ( $P = 0,007$ ), mutta rohkeudessa ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa kaikkien valintalinjojen välillä (kts. kohta 3.3.2.).

Veden lämpötila vaihteli käyttäytymistestien toteutusjakson aikana kevään edetessä (kts. kohta 2.4.4.). Koepäivä, veden happipitoisuus ja lämpötila eivät selittäneet tilastollisesti merkitsevästi aktiivisuuden vaihtelua ( $P > 0,05$ ). Veden lämpötila vaikutti rohkeuteen ( $F_{1, 307,187} = 13,368$ ,  $P < 0,001$ ), ja veden lämpötilan noustessa rohkeus kasvoi koeyksilöillä ( $\beta \pm SE = 0,210 \pm 0,057$ ,  $t = 3,656$ ,  $P < 0,001$ ).

### 3.3.1. Ahventen kasvu ja sen vaikutus käyttäytymiseen

Testattujen poikasten kasvueroja kuvaava kokojakauma on esitetty kuvassa 2. Pituuden vaikutusta käyttäytymiseen tarkasteltiin sekamallianalyysillä, jonka tulokset esitetään taulukoissa 3 ja 4. Mallin perusteella yksilön pituus selitti merkitsevästi vaihtelua sekä aktiivisuudessa (PC1:  $F_{1, 310,304} = 32,471$ ,  $P < 0,001$ ) että rohkeudessa (PC2:  $F_{1, 301,900} = 16,451$ ,  $P < 0,001$ ) (Taulukko 3). Pituuden vaikutus sekä aktiivisuuteen että rohkeuteen oli negatiivinen, eli hidaskasvuiset poikaset olivat aktiivisempia ja rohkeampia kuin nopeakasvuiset poikaset (Taulukko 4, Kuva 3).

**Taulukko 3.** Ahvenpoikasten käyttäytymiseen vaikuttavat tekijät sekamallianalyysin kiinteiden vaikutusten F-testin tuloksissa

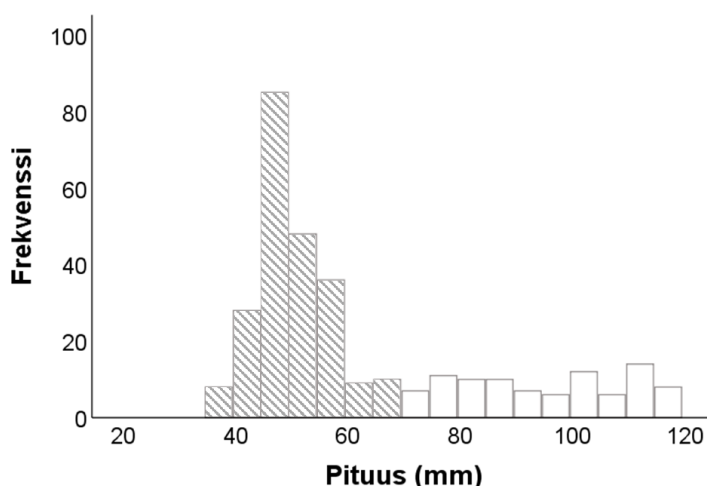
Käytösvaste	Muuttuja	$df_1$	$df_2$	$F$	$P$
Aktiivisuus (PC1)	Vakiotermi	1	306,273	29,241	< 0,001
	Valintalinja	2	311,873	4,986	0,007
	Pituus	1	310,304	32,471	< 0,001
Rohkeus (PC2)	Vakiotermi	1	303,376	6,209	0,013
	Valintalinja	2	299,412	2,171	0,116
	Pituus	1	301,900	16,451	< 0,001
	Lämpötila	1	307,187	13,368	< 0,001



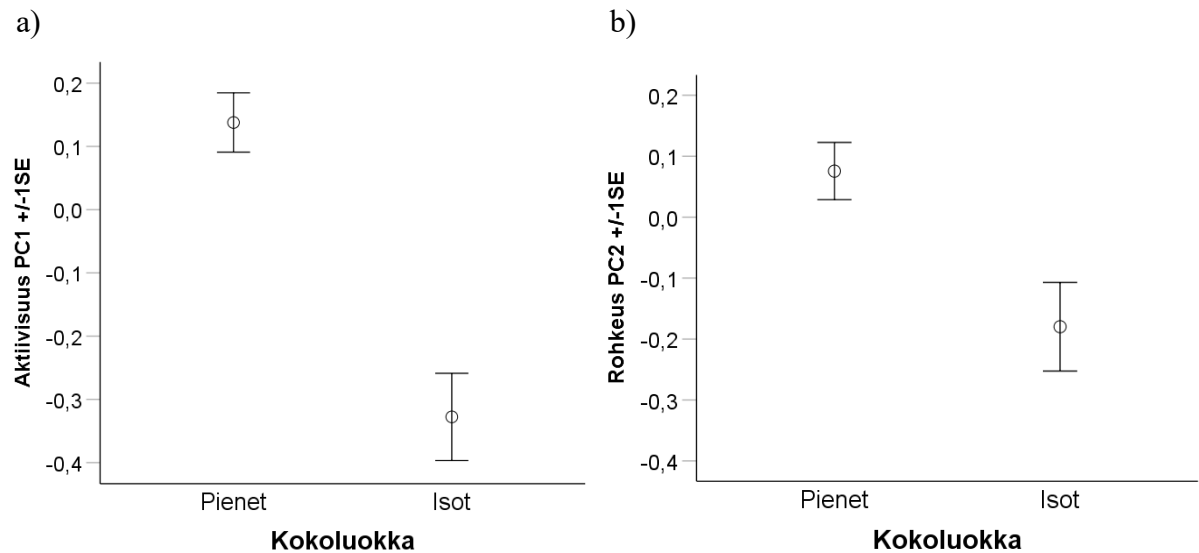
**Taulukko 4.** Sekamallianalyysin tulokset valintalinjan ja ahvenpoikasten pituuden vaikutuksista käyttäytymiseen, sekä niiden käyttäytymiserot suhteessa kontrolliin. Kiinteiden muuttujien vaikutukset on esitetty parametristimaatteina ( $\beta$ ) keskivirheiden kanssa, ja t-testi on käytetty tilastollisen merkitsevyyden selvittämiseksi.

Käytösvaste	Muuttuja	$\beta \pm SE$	<i>df</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Aktiivisuus (PC1)	Vakiotermi	0,905 $\pm$ 0,158	308,957	5,729	< 0,001
	Valintalinja 1 (altis)	-0,220 $\pm$ 0,103	307,132	-2,138	0,033
	Valintalinja 2 (ei-altis)	-0,358 $\pm$ 0,116	316,202	-3,080	0,002
	Pituus	-0,011 $\pm$ 0,001	310,304	-5,698	< 0,001
Rohkeus (PC2)	Vakiotermi	-0,936 $\pm$ 0,424	302,070	-2,207	0,028
	Valintalinja 1 (altis)	-0,096 $\pm$ 0,103	294,364	-0,954	0,351
	Valintalinja 2 (ei-altis)	-0,242 $\pm$ 0,116	304,642	-2,080	0,038
	Pituus	-0,008 $\pm$ 0,002	301,900	-4,056	< 0,001

Kokoriippuvaisten persoonallisuuserojen ja kalastusalttiuden yhteyttä kuvaavien tulosten visualisoimiseksi käytän kokoluokkaa lineaarisen koon sijaan. Pieniä yksilöitä oli huomattavasti enemmän, ja ne olivat normaalijakautuneet (Kuva 2). Sen sijaan isoja yksilöitä oli vähemmän, eikä niillä ollut selkeää huippua kuten pienillä yksilöillä. Pienet poikaset olivat aktiivisempia ja rohkeampia kuin isot (Kuva 3a ja b), joten koeyksilöiden persoonallisuuserot ovat kytköksissä niiden kasvunopeuden kanssa.



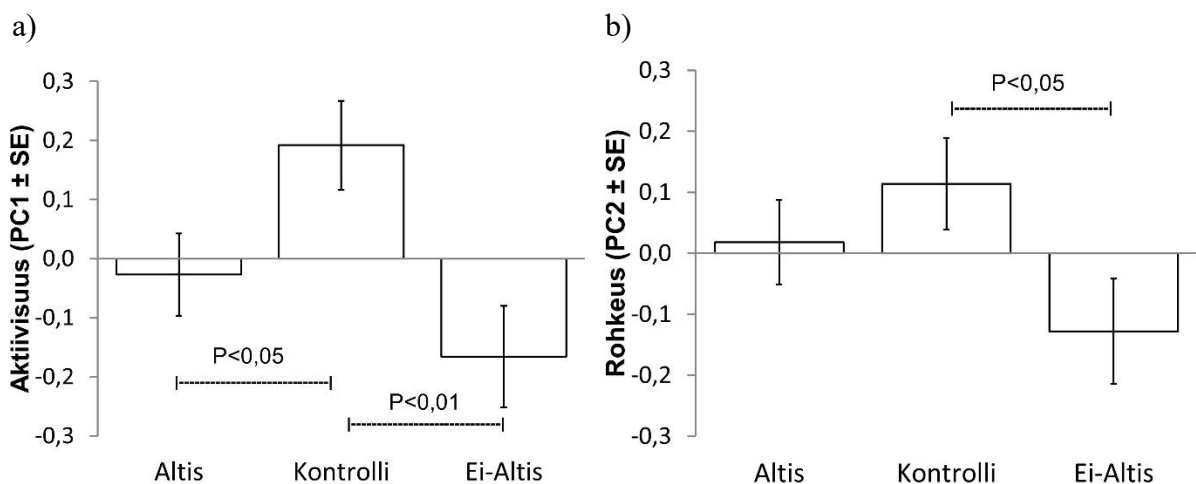
**Kuva 2.** Käyttäytymiskokeessa testattujen yksivuotiaiden ahvenpoikasten kokojakauma ( $n = 318$ ), josta luokittelin raidallisten pylväiden yksilöt pieniksi ja valkoisten pylväiden yksilöt isoiksi (pienet < 70 mm, isot > 70 mm)



**Kuva 3.** Ahvenpoikasten käyttäytyminen koon suhteen. Aktiivisuus- (a) ja rohkeus-komponenttien (b) arvot on esitetty koeyksilöiden kokoluokille (pienet < 70 mm, isot > 70 mm).

### 3.3.2. Käyttäytymiserot kalastusvalintalinjojen välillä

Sekamallianalyysin mukaan sosiaalisessa aktiivisuudessa (PC1) kontrolliryhmän poikaset olivat aktiivisempia kuin ei-alttiiden poikaset ( $\beta \pm SE = 0,358 \pm 0,116$ ,  $P = 0,007$ ) (Taulukko 4; Kuva 4a). Kontrolliryhmän poikaset olivat myös tilastollisesti merkitsevästi aktiivisempia kuin alttiiden poikaset ( $\beta \pm SE = 0,220 \pm 0,103$ ,  $P = 0,033$ ). Rohkeudessa (PC2) ei ole havaittu lainkaan tilastollisesti merkitsevää eroa kalastusalttiiden ja kontrolliryhmän välillä ( $P > 0,05$ ), mutta kontrolliryhmän poikaset olivat tilastollisesti merkitsevästi rohkeampia kuin ei-alttiiden poikaset ( $\beta \pm SE = 0,242 \pm 0,116$ ,  $P = 0,038$ ) (Taulukko 4; Kuva 4b).



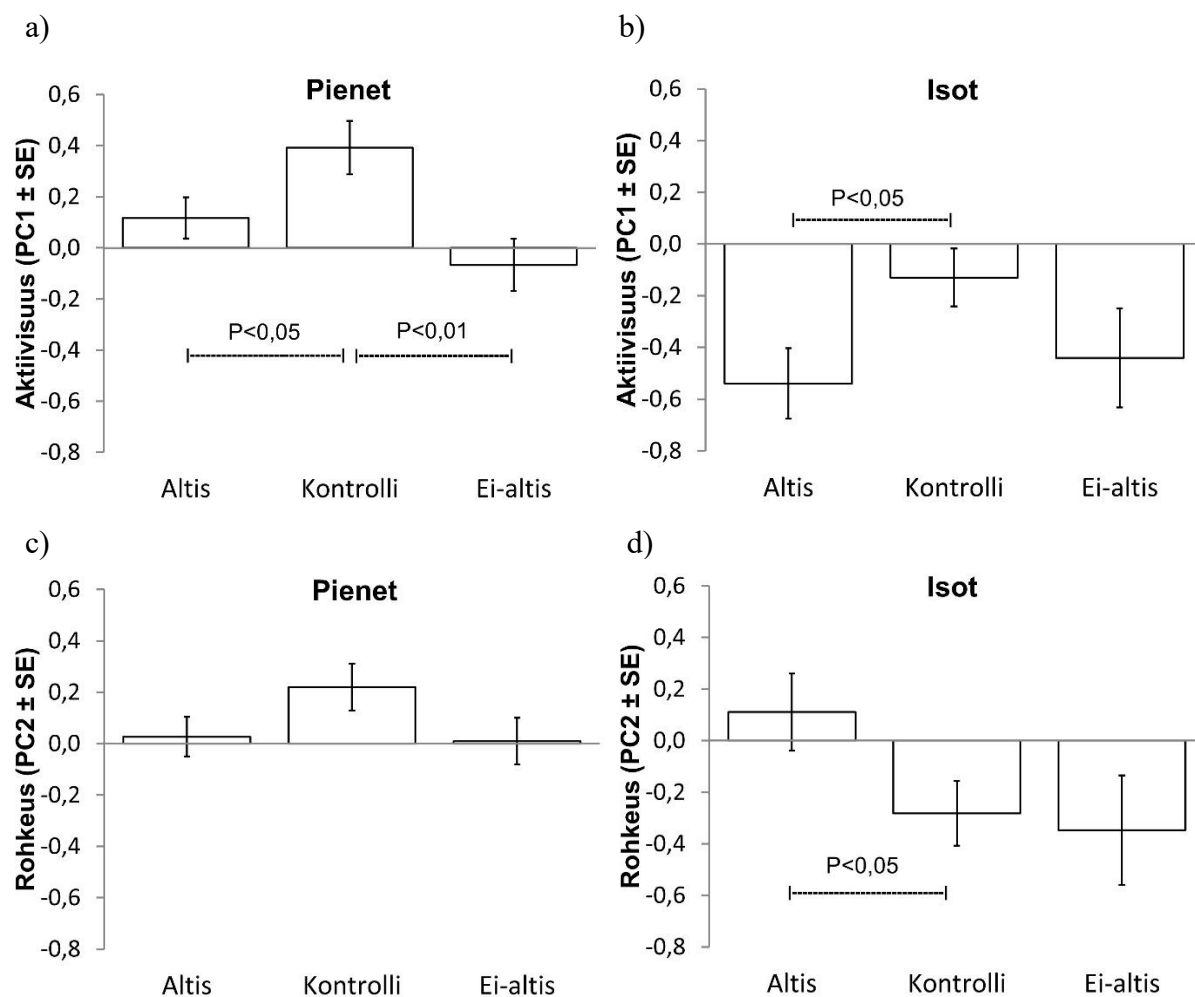
**Kuva 4.** Sekamallianalyysin arvioimat keskiarvot eri valintalinjojen ahvenpoikasten käyttäytymiseroille a) aktiivisuudessa (PC1) ja b) rohkeudessa (PC2). Kontrolliryhmän ja ei-alttiiden poikasilla oli tilastollisesti merkitsevä ero aktiivisuudessa ( $P < 0,01$ ). Lisäksi kalastusalttiiden ja kontrolliryhmän poikasten aktiivisuudessa sekä kontrolliryhmän ja ei-alttiiden poikasten rohkeudessa havaittiin tilastollisesti merkitsevää eroa ( $P < 0,05$ ).

### 3.3.3. Kokoriippuvaiset käyttäytymiserot kalastusvalintalinjojen välillä

Varsinaisessa sekamallianalyysissä lineaarisen koon vaikutus oli tilastollisen merkitsevyyden kannalta parempi selittäjä kuin kokoluokka, joten tarkastelin erikseen kalastusvalinnan vaikutuksia kokoluokittain (Taulukko 5). Pienten kokoluokan tarkastelussa kontrolliryhmän poikaset olivat tilastollisesti merkitsevästi aktiivisempia kuin ei-alttiiden jälkeläiset ( $\beta \pm SE = -0,460 \pm 0,158, P = 0,004$ ) ja tilastollisesti merkitsevästi aktiivisempia kuin alttiiden jälkeläiset ( $\beta \pm SE = -0,276 \pm 0,133, P = 0,039$ ) (Kuva 5a). Isojen kokoluokan vertailussa taas kontrolliryhmän poikaset olivat tilastollisesti merkitsevästi aktiivisempia kuin alttiiden poikaset ( $\beta \pm SE = -0,410 \pm 0,181, P = 0,026$ ), mutta tilastollisesti merkitsevää eroa ei havaittu kontrolliryhmän ja ei-alttiiden välillä ( $P > 0,05$ ) (Kuva 5b). Rohkeus-komponentin kanssa yhdenkään valintalinjan pienet poikaset eivät eronneet tilastollisesti merkitsevästi toisistaan ( $P > 0,05$ ) (Kuva 5c), mutta alttiiden isot poikaset olivat tilastollisesti merkitsevästi rohkeampia kuin kontrolliryhmän poikaset ( $\beta \pm SE = 0,394 \pm 0,196, P = 0,049$ ) (Kuva 5d).

**Taulukko 5.** Kokoluokittain tehtyjen sekamallianalyysien tulokset valintalinjan ja ahvenpoikasten pituuden vaikutuksista käyttäytymiseen, sekä alttiiden ja ei-alttiiden valintalinjojen käyttäytymiserot suhteessa kontrolliin. Kiinteiden muuttujien vaikutukset on esitetty parametriestimaatteina ( $\beta$ ) keskivirheiden kanssa, ja t-testi on käytetty tilastollisen merkitsevyyden selvittämiseksi.

Kokoluokka	Käytösvaste	Muuttuja	$\beta \pm SE$	<i>df</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Pieni	Aktiivisuus (PC1)	Vakiotermi	1,420±0,503	219,219	2,824	0,005
		Valintalinja 1 (altis)	-0,276±0,133	219,253	-2,079	0,039
		Valintalinja 2 (ei-altis)	-0,460±0,158	220,170	-2,917	0,004
		Pituus	-0,021±0,009	219,430	-2,274	0,024
	Rohkeus (PC2)	Vakiotermi	-0,113±0,132	222,663	-0,862	0,389
		Valintalinja 1 (altis)	-0,192±0,120	220,657	-1,603	0,110
		Valintalinja 2 (ei-altis)	-0,210±0,129	221,264	-1,628	0,105
		Testipäivä	0,037±0,010	221,712	3,622	< 0,001
Iso	Aktiivisuus (PC1)	Vakiotermi	-1,344±0,753	98,539	-1,785	0,077
		Valintalinja 1 (altis)	-0,410±0,181	84,734	-2,260	0,026
		Valintalinja 2 (ei-altis)	-0,311±0,221	98,700	-1,405	0,163
		Pituus	-0,013±0,006	86,359	-2,184	0,032
		Lämpötila	0,319±0,097	86,761	3,276	0,002
	Rohkeus (PC2)	Vakiotermi	1,516±0,600	81,636	2,527	0,013
		Valintalinja 1 (altis)	0,394±0,196	73,846	2,004	0,049
		Valintalinja 2 (ei-altis)	-0,065±0,248	87,011	-0,263	0,793
		Pituus	-0,019±0,006	81,079	-2,973	0,004



**Kuva 5.** Valintalinjojen väliset erot ahvenpoikasten käyttäytymisessä kokoluokittain (pienet < 70 mm, isot > 70 mm). Sekamallianalyysin mukaiset erot poikasten aktiivisuudessa (PC1) on analysoitu erikseen pienille (a) ja isoille (b) poikasille, samoin poikasten rohkeudessa (PC2) pienille (c) ja isoille (d) poikasille. Valintalinjojen välillä havaitut tilastolliset merkitsevät erot on esitetty kuvissa parittaisten vertailujen perusteella.

#### 4. Pohdinta

Tutkimuksen tavoitteena oli tutkia kokeellisesti käyttäytymiseen perustuvan kalastusvalinnan vaikutusta ahventen persoonallisuuteen ja kasvunopeuteen sekä niiden keskinäisiä kytköksiä. Näitä kytköksiä tutkin vertailemalla 1-vuotiaita ahvenpoikasia, jotka edustivat niiden vanhempien kalastusalttiuden suhteen luotuja erillisiä valintalinjoja. Tulokseni osoittivat, että 1) oletusteni vastaisesti hidaskasvuiset poikaset olivat aktiivisempia ja rohkeampia kuin nopeakasvuiset poikaset, 2) vanhempien kalastusalttius selitti jälkeläisten persoonallisuusvaihtelua osittain oletusten mukaisesti: kalastukselta selviytyneiden ahventen jälkeläiset olivat keskimäärin ujompia ja passiivisempia (ns. ujoussyndrooma) kuin kalastamattoman kontrolliryhmän poikaset, mutta kalastettujen ahventen jälkeläiset eivät olleet keskimäärin rohkeampia ja aktiivisempia kuin kontrolliryhmän poikaset. 3) Oletusteni mukaisesti persoonallisuuserot valintalinjojen välillä erosivat tarkasteltaessa eri kokoluokkia: kalastetuiksi tulleiden ahventen nopeakasvuiset jälkeläiset olivat rohkeampia kuin kontrolliryhmän nopeakasvuiset jälkeläiset, ja kalastukselta selviytyneiden vanhempien hidaskasvuiset jälkeläiset olivat passiivisempia kuin kontrolliryhmän hidaskasvuiset jälkeläiset.

Kaikki yksilön käyttäytymistyyppin kuvaamiseksi mitatut muuttujat olivat tilastollisesti toistettavia (Taulukko 2), ja toistettavuusarvot ( $R$ ) vaihtelivat välillä 0,189–0,272. Harrisin ym. (2014) luokittelun mukaan käyttäytymismuuttujalla on matala toistettavuus välillä  $R = 0–0,25$ , ja muuttuja on marginaalisesti toistettava välillä  $R = 0,25–0,50$ . Tämän tutkimuksen käyttäytymismuuttujista ainoastaan jämähtäminen on marginaalisesti toistettava ( $R = 0,272$ ), ja kaikissa muissa ilmeni matala toistettavuus, vaikka moni niistä olikin hyvin lähellä raja-arvoa 0,25. Toisaalta Bell ym. (2009) on tutkimuskatsauksessaan raportoinut käyttäytymistutkimuksissa käytettyjen muuttujien toistettavuuden keskiarvoksi 0,37. Muissa tätä tutkimusta vastaavissa käyttäytymisareenalla toteutetuissa testeissä on myös todettu vastaavasti matalia tai heikosti toistettavia arvoja ( $R = 0,071–0,355$ ), jotka ovat tilastollisesti merkitseviä (Kortet ym. 2014, Mazué ym. 2015, Vainikka ym. 2016), joten voidaan todeta, että myös tämän tutkimuksen koeyksilöillä oli havaittavissa toistettavia käyttäytymiseroja, eli persoonallisuus.

Ahvenen persoonallisuutta kuvattiin pääkomponenttianalyysiin pohjautuvien käyttäytymiskomponenttien avulla, joita tulkituin sosiaalisen aktiivisuuden komponentiksi (PC1) ja rohkeuden komponentiksi (PC2). Suurimman osan (63,178 %) ahvenen

käyttäytymisvaihtelusta selitti se, miten aktiivisesti ne liikkuvat, etenkin niin sanotulla peilialueella, ja tulkitsin ensimmäisen pääkomponentin (PC1) sosiaalisesti aktiivisena käyttäytymisenä. Havaitsin peilialueella karkeasti jaoteltuna kahdenlaista käyttäytymistä; kalat pysähtyivät peilin eteen ja jäivät liikkumattomina paikoilleen (”jähmettyminen”), tai kalat hakeutuivat nopeasti peilin eteen ja uivat sen edessä edestakaisin jatkuvasti, jopa koko testiajan. Aiemmissa tutkimuksissa peilikokeen tulkinta on jakanut mielipiteitä; De Santi ym. (2001) ja Moretz ym. (2007) ovat pitäneet peilikäyttäytymistä sosiaalisuuden mittarina, mutta useissa muissa tutkimuksissa sitä on pidetty aggressiivisuuden mittarina (esimerkiksi Johnsson ym. 2003, Kiesel ym. 2012). Lajinsisäinen sosiaalisuus ja aggressiivisuus voidaan kuitenkin ymmärtää myös vastakkaisina ominaisuuksina (Magurran ja Seghers 1991). Peilikäyttäytymisen tulkitseminen sosiaalisena piirteenä perustuu tässä tutkimuksessa havaittuun rinnakkaisuuteen (engl. parallel swimming) oman peilikuvan kanssa. Sekä aggressiivisessa että sosiaalisessa tulkinnassa on oletettu koeyksilön pitävän omaa peilattua kuvaa lajitoverina (Cattelan ym. 2017), ja rinnakkaisuuteen lajitoverinsa kanssa on tyypillisesti yhteistyökykyisten yksilöiden parvikäyttäytymistä, joka toimii sosiaalisuuden indikaattorina (De Santi ym. 2001, Nakayama ym. 2007, Wark ym. 2011). Peilikoetta on käytetty sosiaalisuuden mittaamisessa erityisesti sosiaalisilla kalalajeilla (Cattelan ym. 2017), ja sen on todettu soveltuvan hyvin parveilevien ahvenpoikasten sosiaalisuuden tutkimiseen (Persson 1988).

Ahvenpoikasten käyttäytymiseroja selitti lisäksi heikompi pääkomponentti (PC2), jolla selittyi 25,600 % käyttäytymisvaihtelusta. Tähän komponenttiin sisältyi rohkeutta ja eksploratiivista taipumusta kuvaavia käyttäytymismuuttujia kuten uloslähtöaika aloituslaatikosta sekä ensimmäisen ja toisen viivan ylitysajat. Money ym. (2017) on myös tulkinnut rohkeuden mittarina areenan aloituslaatikosta uloslähtöaikaa. Toisaalta Réalen ym. (2007) teorian mukaan rohkeutta kuuluisi tutkia riskialttiissa tilanteessa eikä uudessa ympäristössä. Rohkeutta voidaan tutkia useiden erilaisten käyttäytymisten kautta; esimerkiksi tutkimalla ruokailukäyttäytymistä, kun peto on läsnä, taipumusta lähestyä petoa, mutta myös reaktiota uusiin esineisiin, pakomatkan pituutta, jähmettymisen kestoa, valppautta tai eksploratiivisuutta uudessa ympäristössä (Stamps 2007). Tässä tutkimuksessa rohkeutena tulkittiin erityisesti eksploratiivista käyttäytymistä uudessa ympäristössä. Esimerkiksi Härkösen ym. (2016) ja Vainikan ym. (2016) ahvenen rohkeutta mittaavissa käyttäytymiskokeissa hyödynnettiin aitoja predaatiotilanteita käyttämällä oikeita petokaloja. Näissä tutkimuksissa koeyksilöt olivat aikuisia ahvenia, jotka eivät enää parveile niin voimakkaasti kuten poikaset (Persson 1988).

Parvesta lähteminen hetkeksi esimerkiksi ruokailun vuoksi on pienille parvikaloille ekologisesti hyvin relevantti rohkeuden mittari (Roy ym. 2017). Siksi tulkiten niin, että ahvenpoikasille yksitellen tehty käyttäytymistesti uudessa areenassa voi hyvin kuvastaa poikasen rohkeutta.

#### **4.1. Persoonallisuuden ja kasvunopeuden kytkös**

Tulosteni mukaan ahvenen persoonallisuuspiirteet ja kasvunopeus ovat kytköksissä, mutta niiden välinen yhteys oli kuitenkin päinvastainen kuin POLS-teoria ennustaa. Havaitsin, että hidaskasvuiset poikaset olivat aktiivisempia ja myös rohkeampia kuin nopeakasvuiset poikaset. POLS-teorian mukaan käyttäytymispiirteet kehittyvät kytköksissä fysiologisten ominaisuuksien kanssa (Dammhahn ym. 2018). Aktiivisemmat yksilöt ovat usein myös aggressiivisia, dominoivia ja rohkeita, ja niiden käyttäytyminen kuluttaa runsaasti energiaa (Careau ym. 2008). Nopeakasvuisten yksilöiden on etsittävä enemmän ravintoa (Peters 1983), ja siten nopeakasvuiset yksilöt ovat usein myös aktiivisempia sekä rohkeampia kuin hidaskasvuiset yksilöt (Biro ja Stamps 2008).

Useissa aiemmissa tutkimuksissa on todettu, että kasvunopeus, rohkeus ja aktiivisuus korreloivat positiivisesti (Biro ym. 2006, 2007). Tämän tutkimuksen päinvastaisia tuloksia voi selittää se, että ahven muodostaa suuria parvia poikasvaiheessa (Persson 1988, Christensen ja Persson 1993, Magnhagen 2015). Nuorilla yksilöillä on suurempi tarve parveutumiseen ryhmässä elämisen tarjoavan suojan (Davies ym. 2012) ja ruokailutehokkuuden vuoksi (Giraldeau ja Beauchamp 1999). Ahvenpoikasilla parvessa yksilön energiakustannus on pienempää, mikä voi johtua lajitovereiden läsnäolon tuomasta turvasta (Schleuter ym. 2007). Lajitovereiden läsnäolo voi myös saada ujoja yksilöitä käyttäytymään rohkeammin (Magnhagen ja Staffan 2005, Ólafsdóttir ja Magellan 2016), mikä kertoo sosiaalisen ympäristön vaikutuksesta persoonallisuuteen. Myös vuodenikäisillä taimenilla (*Salmo trutta*) ja parvikaloiksi luokiteltavilla miljoonakaloilla (*Poecilia reticulata*) tehtyjen tutkimusten mukaan pienikokoiset yksilöt ovat aktiivisempia kuin isokokoiset (Berdal ym. 2018, Näslund ym. 2018). Lisäksi paksupäämutulla (*Pimephales promelas*), joka muodostaa poikasvaiheessa parven, pienet yksilöt ovat rohkeampia kuin isot (Meuthen ym. 2019), ja ujut taimenpoikaset kasvavat nopeasti (Adriaenssens ja Johnsson 2010). Polverinon ym. (2016) mukaan samaikäisillä seeprakaloilla aktiivinen ja rohkea käyttäytyminen korreloi negatiivisesti kalojen koon kanssa. Hammaskarppien heimoon kuuluvalla lajilla (*Brachyraphis episcopi*) pienemmät yksilöt ovat rohkeampia riippumatta predaattoriskistä, ja pienillä naarailla on tapana parveutua, kun taas kookkaat naaraat ovat territoriaalisia (Brown ja Braithwaite 2004). Näistä esimerkeistä voidaan



päätellä, että pienikokoisten kalojen nuoruusvaiheen sosiaalinen ympäristö voi vaikuttaa siihen, miten käyttäytyminen ja koko ovat näennäisesti kytkeytyneet.

Tässä tutkimuksessa hitaasti kasvavien ahvenpoikasten aktiivisuuden ja rohkeuden saattoi selittää myös hidaskasvuisten ja nopeakasvuisten poikasten erilaiset ruokailustrategiat. Kannibaaleiksi luokittamani kookkaat yksilöt olivat passiivisempia ja ujompia, kun taas planktoneja ja selkärangattomia syöneet pienet yksilöt olivat aktiivisempia ja rohkeampia. Pienet ahvenpoikaset syövät pääosin eläinplanktonia ja selkärangattomia, joita on etsittävä aktiivisesti liikkuen, kun taas kalaravintoon siirtyvien poikasten ravinnonhankintakäyttäytyminen muuttuu passiivisemmaksi (Persson 1988). Näslundin ym. (2018) mukaan iso koko voi olla taakka aktiivisille yksilöille, koska isommat yksilöt tulevat havaituiksi helpommin ja saattavat joutua muiden petokalojen saaliiksi. Esimerkiksi puronieriällä (*Salvelinus fontinalis*) on löydetty kahdenlaista ruokailukäyttäytymistä; aktiiviset yksilöt ruokailevat lähellä veden pintaa pyydystäen hyönteisiä, ja passiiviset yksilöt pysyvät pohjassa odottaen saaliiden lähestymistä (McLaughlin ym. 1999). Christensenin ja Perssonin (1993) mukaan ahvenet välttelevät petoja pysyen piilossa pohjassa, ja tämä saattaa lisätä kannibalismia, mikäli passiiviset isokokoiset ahvenet kohtaavat petoja vältteleviä lajitovereitaan veden pohjassa.

Aikaisemmissa tutkimuksissa on havaittu kalan poikasten persoonallisuuden vaikuttavan kannibalismin esiintymiseen. Torresin ym. (2017) tutkimuksen mukaan krottimonnilla (*Lophiosilurus alexandri*) kannibalismi oli yleisempää, kun rohkeat ja ujut poikaset olivat samassa altaassa, eikä niitä ole jaoteltu erilleen. Ekolokeron vaihtuminen yksilökehityksen aikana (esimerkiksi planktoninsyöjästä kalansyöjäksi) saattaa määräytyä kokoriippuvaisen resurssikilpailun ja kannibalismin välisen vuorovaikutuksen seurauksena (Claessen ym. 2000). Vaikka kannibalismin ja persoonallisuuden yhteyttä on toistaiseksi tutkittu hyvin vähän, tutkimustulokseni ja olemassa olevat muut tutkimustulokset viittaavat siihen, että kasvunopeus ja persoonallisuus voivat olla kytköksissä sosiaalisen ympäristön ja ruokailukäyttäytymisen vaikutusten alaisina.

#### **4.2. Kalastuksen suora vaikutus kalojen käyttäytymiseen**

Tulokseni osoittivat, että kalastukselta selviytyneiden ahventen poikaset olivat keskimäärin passiivisempia kuin kontrolliryhmän poikaset. Täten tulokseni tukevat oletusta kalastusalttiuden ja aktiivisuuden yhteydestä myös seuraavassa sukupolvessa.

Vapakalastuksessa valinta voi kohdistua suoraan käyttäytymispiirteisiin (esimerkiksi aktiivisuuteen), mikäli tietty piirre tai tietyt piirteet vaikuttavat suoraan yksilön alttiuteen joutua kalastetuksi (Biro ja Post 2008, Uusi-Heikkilä ym. 2008, Alós ym. 2012, Enberg ym. 2012, Arlinghaus ym. 2016, 2017, Diaz Pauli ja Sih 2017, Klefoth ym. 2017, Lennox ym. 2017). Useissa tutkimuksissa käyttäytymispiirteiden on osoitettu olevan periytyviä, joten kalastukselta selviytyneiden (ei-alttiiden) ahventen poikasten odotettiin olevan passiivisia kuten vanhempansa (Philipp ym. 2009, Chervet ym. 2011, Ariyomo ym. 2013). Tämän tutkimuksen tulokset tukivat aikaisempia tutkimuksia (esimerkiksi Biro ja Post 2008) sekä oletuksiani siitä, että kalastukselta selvinneiden ahventen (ei-alttiiden) jälkeläiset olivat keskimäärin passiivisempia, kun taas kalastettujen ahventen (alttiiden) jälkeläiset olivat aktiivisempia. Näiden valintalinjojen käyttäytymiserot aktiivisuudessa voivat olla selitettävissä esimerkiksi parvikäyttäytymisellä sekä predaatoriskin ja ravinnonsaatavuuden trade off-suhteella.

Sosiaalinen aktiivisuus saattaa lisätä riskiä tulla kalastetuksi. Aktiivisilla ja eksploratiivisilla yksilöillä voi olla taipumus uida parven kärjessä, ja siten vakalastuksessa käytetyt syötöt voivat kohdistua ensisijaisesti tällaisiin parvea johtaviin yksilöihin (Webster ja Ward 2011, Härkönen ym. 2016). Parven etuosassa uivat yksilöt ovat usein etulyöntiasemassa ruokailutilanteessa, mutta myös alttiimpia predaatiolle (Brown ja Irving 2014). Predaatoriski ja ravinnon saatavuus ovat persoonallisuuteen vaikuttavia ulkoisia tekijöitä, jotka yhdessä voivat selittää saaliseläinten yksilöllisiä eroja käyttäytymisessä (Urszán ym 2015, Sébastien ym. 2016). Ryhmän toiminnalle tärkeät avainyksilöt kuten johtajat voivat olla myös erittäin sosiaalisia yksilöitä, jotka levittävät tehokkaasti tietoa muun muassa vaarasta koko ryhmään (Vital ja Martins 2013). Esimerkiksi isoaurinkoahvenilla (*Lepomis macrochirus*) onginta valikoi sosiaalisia yksilöitä saaliiksi, ja vakalastus muutti parven sosiaalista rakennetta (Louison ym. 2018).

Tässä tutkimuksessa havaittiin merkitsevä ero rohkeudessa (PC2) kontrolliryhmän ja ei-alttiiden valintalinjan poikasten välillä. Oletuksena oli, että riskinottoikäyttäytyminen on yhteydessä vanhempien kalastusalttiuteen (Klefoth ym. 2013) ja ujut yksilöt selviytyvät kalastukselta. Sukupolvien valinnan myötä käyttäytyminen voi siten muuttua aiempaa ujommaksi (Arlinghaus ym. 2016 ja 2017). Kirjolohtutkimuksessa on todettu, että kalastusalttiit yksilöt ovat rohkeampia kuin ei-alttiit yksilöt (esimerkiksi Biro ja Post 2008). Samoin rohkeus selittää, miksi kasvatetut karpit (*Cyprinus carpio*) ovat kalastukselle alttiimpia kuin luonnossa kasvaneet yksilöt (Klefoth ym. 2013). Myös isobassitutkimukset (*Micropterus*

*salmoides*) osoittavat, että rohkeus indikoi myös kalastusalttiutta (Suski ja Philipp 2004). Toisaalta monet ahvenella tehdyt tutkimukset osoittavat, että rohkeus ei suoraan vaikuta kalastusalttiuteen (Kekäläinen 2014, Härkönen ym. 2016, Vainikka ym. 2016). Binder ym. (2012) ei myöskään löytänyt kytköstä isobassin kalastusalttiuden ja rohkeuden välille. Wilsonin ym. (2015) mukaan isobassilla ja kiviahvenella (*Ambloplites rupestris*) alttius liittyy käyttäytymiseen riippuen kontekstista, eli alttiuden ja käyttäytymisen yhteys on havaittu vain tietyissä tilanteissa. Erot rohkeuden mittaamenetelmissä voivat selittää toisistaan poikkeavia tuloksia. Esimerkiksi Klefoth ym. (2013) ja Wilson ym. (2015), jotka havaitsivat rohkeuden ja kalastusalttiuden välisen kytköksen, eivät ole käyttäneet petoa rohkeuden mittaukskoikeissa. Sen sijaan ahvenella yksilöllisen rohkeuden ja kalastusalttiuden yhteyden kumonnet tutkimukset ovat käyttäneet aitoja predaatitilanteita käyttäytymiskokeissa (Kekäläinen ym. 2014, Härkönen ym. 2016, Vainikka ym. 2016). Täysin poikkeavissa tilanteissa tutkittuja rohkeuden mittaustuloksia ei voi suoraan verrata keskenään (Stamps 2007), mikä on voinut olla syynä rohkeuskokeiden eri suuntaisiin tuloksiin.

Kalastusalttiutta selittävien persoonallisuuspiirteiden ollessa periytyviä (Garrett 2002, Réale ym. 2007) jälkeläisten ennustetaan käyttäytyvän samalla tavalla kuin niiden vanhemmat. Jälkeläisten käyttäytymisen tulisi olla kytköksissä vanhempien kalastusalttiuteen, jotta valintapainetta aiheuttava kalastusmenetelmä johtaisi tietyn käyttäytymispiirteen yleistymiseen populaatiossa. Kalastuksen vaikutuksesta jälkeläisten käyttäytymiseen on tutkittu niukasti. Alioravainen ym. (2020) on selvittänyt, että vähemmän kalastukselle alttiiden taimenten jälkeläiset ovat passiivisia, ja kalastus vaikuttaa käyttäytymiseen kalastetuissa populaatioissa sukupolven yli. Tämän tutkimuksen koeyskilöiden vanhempien kalastusalttius on tutkittu ongintakokeen avulla (L. Härkönen, julkaisematon). Valintalinjat on luotu perustuen vanhempien kalastusalttiuteen, ja niiden jälkeläiset ovat kasvatettu erillään valintalinjoittain. Seuraavaa sukupolvea tutkimalla voi erottaa evolutiiviset ja plastiset muutokset toisistaan, koska plastiset muutokset eivät siirry seuraaviin sukupolviin (Kuparinen ja Merilä 2007). Esimerkiksi kalastus muutti useita käyttäytymis- ja fysiologisia piirteitä jo neljän sukupolven jälkeen (Cooke ym. 2007). Kalastusmenetelmä voi johtaa tietyn käyttäytymispiirteen kuten ujouden yleistymiseen populaatiossa. Vapaanajankalastus kuten onginta valikoi rohkeita yksilöitä, jolloin populaatiossa arkojen yksilöiden osuus kasvaa. Arkojen yksilöiden käyttäytyminen muodostaa ujoussyndrooman ja näiden jälkeläiset välttelevät synnynnäisesti riskinottoa.

#### **4.3. Kalastuksen epäsuorat vaikutukset kokoriippuvaiseen käyttäytymiseen**

Tulosteni mukaan persoonallisuuden ja kasvunopeuden kytköksen johdosta valinta voi toimia myös päinvastoin, eli käyttäytymiseen kohdistuva kalastus voi epäsuoran vaikutuksen kautta vaikuttaa seuraaviin sukupolviin suosimalla hidaskasvuisia yksilöitä. Kokoluokkiin eriteltynä oletusten mukainen alttiiden jälkeläisten rohkea käyttäytyminen tuli havaittavaksi nopeakasvuisilla jälkeläisillä, vaikka kokoluokkiin erittelemättömässä aineistossa sitä ei havaittu. Vastaavasti kokoluokittain eriteltynä hidaskasvuisten jälkeläisten käyttäytymisessä vanhempien ei-alttiuden vaikutus näkyy merkitsevästi erona vain sosiaalisessa aktiivisuudessa, eikä rohkeudessa. Koeyskilöiden vanhemmilla onginta-alttiutta selitti ainoastaan niiden käyttäytyminen (aktiivisuus) eikä koko (L. Härkönen, julkaisematon). Tässä tutkimuksessa havaittu vanhempien kalastusalttiuden ja poikasten kokoriippuvaisten käyttäytymiserojen välinen yhteys voi kertoa kalastuksen mahdollisista epäsuorista vaikutuksista. Vaikka kalastusvalinta kohdistuisi yhteen käyttäytymispiirteeseen, se voi saada aikaan muutoksia morfologisissa, fysiologisissa ja/tai elinkierto-ominaisuuksissa (Leclerc ym. 2017). Käyttäytymispiirteet korreloivat morfologisten, fysiologisten ja elinkierto-ominaisuuksien kanssa (Biro ja Stamps 2008, Réale ym. 2010), ja nämä muodostavat yhdessä fenotyyppin, joka myös määrittelee kalastusalttiuden (Uusi-Heikkilä ym. 2008). Hidaskasvuisuus ja passiivinen käyttäytyminen luokitellaan elinkiertosyndrooman (POLS) mukaan hitaan elämänstrategian tyyppiin kuuluviksi ominaisuuksiksi (Réale ym. 2010). Kun nämä ominaisuudet ovat kytköksissä kalastusalttiuteen, kalastus voi lisätä hitaan elämänstrategian yleistymistä. Kalastusvalinnan mekanisme on usein tutkittu siitä näkökulmasta, että se kohdistuu kasvunopeuteen ja aiheuttaa epäsuorasti käyttäytymispiirteissä muutoksia (esimerkiksi Walsh ym. 2006).

Tässä tutkimuksessa hidas ja nopea kasvu korreloivat sosiaalista aktiivisuutta indikoivan käyttäytymispiirteen kanssa. Rohkeat yksilöt ovat halukkaita kuluttamaan myös uusia ravinnonkohteita, ja rohkeus voi vaikuttaa ravinnon hankinnan tehokkuuteen ja sen kautta kasvunopeuteen (Wilson 1998, Stamps 2007, Biro ja Stamps 2008, Klefoth ym. 2017). Käyttäytymispiirteen kehityksen myötä yksilön kasvunopeus saattaa muuttua (Heino ja Godø 2002). Esimerkiksi ruokailukäyttäytymisen muutoksella on kytkös kannibalismiin ja siten kasvunopeuteen ja käyttäytymiseen (Torres ym. 2017, Colchen ym. 2019). Vapakalastus kohdistuu usein ruokailukäyttäytymisen taustalla oleviin tekijöihin ja sen kautta vaikuttaa myös kasvuun liittyviin fysiologisiin ominaisuuksiin (Enberg ym. 2012). Nopeakasvuisten yksilöiden

tulisi olla aktiivisempia ja rohkeampia ravinnon saantiin liittyvissä tilanteissa (Biro ja Stamps 2008).

Kokoriippuvaiseen käyttäytymiseen kohdistuva epäsuora valinta selittää, miten kalastusvalinta toimii nopeakasvuisia yksilöitä eli mahdollisia kannibaaleja vastaan, vaikka käytetty kalastusmenetelmä ei olisikaan kokoselektiivinen (Biro ja Sampson 2015). Käyttäytyminen voi toimia kalastusvalinnan välittömänä kohteena, mikäli aktiiviset tai rohkeat yksilöt ovat todennäköisemmin kohtaamassa kalastusvälineitä verrattuna passiivisiin tai ujoihin yksilöihin (Biro ja Sampson 2015). Kannibalismi nopeuttaa kasvua (Baras ym. 2000), ja aikainen kannibalismi lisää yksilöllisiä eroja kasvunopeudessa, koska kalassa on enemmän ravintoa kuin planktonissa (Kubitza ja Lovshin 1999). Koonvaihtelusta johtuvan kannibalismin ja resurssikilpailun välisen vuorovaikutuksen seurauksena ahvenet jakautuvat kahteen kokoluokkaan, eli ”kääpiöihin” ja ”jättiläisiin”, jotka edustavat varsin erilaisia elinkiertostrategioita (Claessen ym. 2000). Merkittävä korrelaatio käyttäytymisen, kasvunopeuden ja kalastusalttiuden välillä voi käynnistää suuntaavan valinnan alhaisen kasvunopeuden yleistymiseen (Biro ja Sampson 2015). Toisin sanoen, mikäli kokoriippuvaiseen käyttäytymiseen vaikuttava kalastus lisää kannibaalien osuutta saaliissa, siitä saattaa seurata kannibalismin väheneminen populaatiossa. Myös kannibalismi voi yksinään aikaansaada suuntaavaa valintapainetta, joka suosii päinvastoin korkeaa kasvunopeutta (Carlson ym. 2007). Kannibalismin väheneminen voi tarkoittaa kalastusvalinnan suosiman hidaskasvuisuuden entistä voimakkaampaa yleistymistä sitä vastaan toimivan kompensoivan valintapaineen puutteen vuoksi.

#### **4.4. Kalastuksen ekologiset ja evolutiiviset vaikutukset**

Tutkimukseni osoitti, että vanhempien kalastusalttius, poikasten persoonallisuus ja poikasten kasvunopeus ovat kytköksissä toisiinsa, ja näiden tulosten perusteella kalastusvalinta voi suosia suoraan passiivisia ja epäsuorasti hidaskasvuisia yksilöitä. Tarkastelen seuraavaksi kalastuksen mahdollisia ekologisia ja evolutiivisia vaikutuksia luonnon kalapopulaatioihin.

##### 4.4.1. Fenotyyppisten ominaisuuksien periytyminen ja muutosten havaitseminen seuraavassa sukupolvessa

Kalastusvalinnan vaikutuksen seuraavaan sukupolveen havaitsemiseksi tässä tutkimuksessa käytin ahvenia kolmesta valintalinjasta, jotka edustivat kalastettujen ja kalastukselta selviytyneiden vanhempien jälkeläisiä sekä kalastamatonta populaatiota edustavan

kontrolliryhmän jälkeläisiä. Valintalinjat mahdollistivat vanhempien kalastusalttiuden perusteella tuotettujen poikasten käyttäytymisen tutkimista erillään. Erityisen merkittävänä pidän ei-alttiiden, eli kalastukselta selviytyneiden ahventen jälkeläisten valintalinjaa ja siinä ilmenneitä käyttäytymiseroja suhteessa jaottele mattomaan kontrolliryhmään. Ei-alttiiden valintalinja edusti koepopulaatioita, jotka olivat kokeneet intensiivistä vapakalastusta (36 % sukukypsistä aikuisista kalastettu pois; L. Härkönen, julkaisematon). Tässä työssä tutkin valinnan vaikutusta ainoastaan yhden sukupolven yli. Alioravaisen ym. (2020) mukaan valikoiva vapakalastus voi olla evolutiivisesti merkittävää, mikäli se saa aikaan havaittavia persoonallisuuseroja jo toisessa sukupolvessa.

Geneettisten tekijöiden lisäksi yksilöllisen käyttäytymisen toistettavuus voi johtua esimerkiksi ympäristön vaikutuksista, yksilön kokemuksista ja oppimisesta (Falconer ja Mackay 1996). Stirlingin ym. (2002) mukaan käyttäytymisen periytyvyysaste on keskimäärin 0,31, ja kaloilla kasvunopeuden periytyvyysaste on keskimäärin 0,30 (Law 2000). Suhteellisen pieni periytyvyys (esimerkiksi 0,2–0,3) kuitenkin riittää saamaan aikaan evolutiivisia vasteita jälkeläisillä huomattavan valintapaineen kohdistuessa kyseiseen piirteeseen (Law 2000). Kalastus voi aiheuttaa myös geneettisiä muutoksia kalojen ominaisuuksissa. Miljoonakaloilla on todettu, että kolmen sukupolven aikana kokoselektiivisen kalastuksen aiheuttama valintapaine on aikaansaanut geneettisiä muutoksia kalojen koossa (van Wijk ym. 2013). Geneettisten muutosten seuraukset ovat usein pitkäkestoisia ja ne saattavat vaikuttaa populaatiossa kalastuksen aiheuttaman valintapaineen poistumisen jälkeen (Enberg ym. 2009).

Kalastuksen aiheuttamia fenotyyppisiä muutoksia on tutkittu useissa sukupolvissa, ja muutos voi näkyä hyvinkin nopeasti. Cooken ym. (2007) tutkimuksen mukaan jo neljän sukupolven jälkeen isobassilla nähtiin evolutiivisia muutoksia useissa fysiologisissa- ja käyttäytymispiirteissä, mikä ennusti kalastuksen heikentävän lisääntymiskykyä ja jälkeläishuollon tehokkuutta. Seeparakaloilla on myös havaittu kokoselektiivisen kalastuksen aiheuttavan keskimääräisen ruumiinkoon pienenemistä ja rohkean käyttäytymisen vähenemistä viiden sukupolven jälkeen (Uusi-Heikkilä ym. 2015). Myös hopeakylkikaloilla viiden sukupolven aikana kokoon perustuva kalastus on vähentänyt poikasten kasvunopeutta ja riskinottokäyttäytymistä (Walsh ym. 2006). Nämä tutkimustulokset ovat samansuuntaisia POLS-teorian kanssa, jota myös tutkimukseni tulokset tukivat osittain. Lisäksi Alioravainen ym. (2020) on osoittanut, että luonnossa eläneiden kalastusalttiiden taimenten jälkeläiset ovat ujompia kuin kalastukselta selviytyneiden poikaset, ja tämän perusteella voidaan sanoa, että

vanhempien kalastusalttius voi selittää jälkeläisten persoonallisuutta. Jo yhden sukupolven tutkimustulokset voivat antaa evolutiivista suuntaa, mutta sen vahvistamiseksi tarvitaan lisää tutkimuksia kalastuksen vaikutuksesta käyttäytymisen kautta usealla sukupolvella.

#### 4.4.2. Kalastusvalinnan vaikutukset käyttäytymiseen

Käyttäytymiseen kohdistuva kalastusvalinta voi olla suoraa tai epäsuoraa vaikuttaen myös korreloiviin piirteisiin monimutkaisin tavoin (Heino ym. 2015). POLS-teoria esittää fysiologisten, käyttäytymisen ja elinkierto-ominaisuuksien olevan kytköksissä, ja se selittää myös, miksi yksilöillä on toisistaan poikkeavia elinkiertostrategioita (Réale ym. 2010). POLS-teorialle on myös esitetty kritiikkiä. Esimerkiksi White ym. (2016) ei löytänyt miljoonakaloilla kytköstä käyttäytymisen ja kasvunopeuden välille. Royauté ym. (2018) meta-analyysituloksen mukaan POLS-teorian oletuksia tukevia tutkimustuloksia on hyvin vähän, ja se pätee paremmin selkärangattomilla kuin selkärangaisilla. Tämän tutkimuksen POLS-teorian oletusten vastaisiin tuloksiin saattaa olla selityksenä tutkimusyksilöiden eri ontogeneettinen kehitysvaihe, eli kasvunopeuteen liittyvät erilaiset ruokailustrategiat. Saalistajan saalistusstrategialla ja oman ravinnonlähteen sijainnilla on vaikutusta käyttäytymispiirteiden ja elinkierto-ominaisuuksien kytköksiin (Montiglio ym. 2018). Tietynlaiset käyttäytymiset lisäävät predaatorisriskiä ja resurssien hankintaa (Stamps 2007, Wolf ym. 2007). Eläimen ruokailutavat ja sen saalistajien ruokailukäyttäytyminen voivat puolestaan vaikuttaa, millaiset käyttäytymispiirteet todennäköisimmin noudattavat POLS-teoriaa (Montiglio ym. 2018). Esimerkiksi jos eläimen alttius predaatiolle riippuu vahvasti sen kyvystä piilotella, voidaan olettaa aktiivisuuden ja eksploratiivisuuden vaihtelevan hitaan ja nopean elämäntahdin jatkumon mukana (Montiglio ym. 2018). Riskikäyttäytymisen pitäisi kasvaa korkean aineenvaihduntatason, korkean lisääntymiskyvyn, nopeamman kasvunopeuden ja korkean kuolleisuuden kanssa (Montiglio ym. 2018). Tämän tutkimuksen perusteella voidaan sanoa, että käyttäytymiseen kohdistuva kalastusvalinta saattaa voimistaa poikasten kasvunopeuseroja erilaisten ruokailustrategioiden suosimisen kautta ja siten vaikuttaa myös populaatiodynamiikkaan.

Kun valinta kohdistuu käyttäytymiseen ja aiheuttaa muutoksia esimerkiksi kalojen sosiaalisissa vuorovaikutussuhteissa ja ruokailukäyttäytymisessä, kalastuksella voi olla myös ekologisia vaikutuksia (Diaz Pauli ja Sih 2017). Ahvenyksilöillä on vahva persoonallisuus, joka ei muutu helposti ryhmässä (Magnhagen ja Bunnefeld 2009). Toisaalta ahven on sosiaalinen parvikala varsinkin poikasvaiheessa, eikä yksilöllisesti suoritettu käyttäytymistesti kerro välttämättä sen täysin luontaisesta käyttäytymisestä. Vastaavilla käyttäytymisareenoilla yksittäin testattujen

ahventen käyttäytymiskoetulokset on kuitenkin havaittu olevan samansuuntaisia ja yhtä lailla merkitseviä kuin luonnollista ympäristöä mukailevissa oloissa suoritetusta ryhmäkokeesta saadut tulokset (Kekäläinen ym. 2014). Itsenäisestä persoonallisuudesta huolimatta lajitovereiden läsnäolo saattaa alentaa yksilön stressitasoa ja vähentää sen energian kulutusta, mikä voi heijastua myös muutoksena käyttäytymisessä (Magnhagen 2012). Lisäksi yksilön persoonallisuus voi vaikuttaa toisten ryhmänjäsenten käyttäytymiseen. Esimerkiksi kolmepiikit ovat ujoja yksin ruokaillessa, mutta rohkeampia lajitovereiden läsnä ollessa (Ólafsdóttir ja Magellan 2016). Ujot ahvenet alkavat käyttäytyä rohkeammin ujojen lajitovereiden seurassa (Magnhagen ja Staffan 2005). Ahvenet kykenevät myös muokkaamaan omaa käyttäytymistä ryhmänjäsenten käyttäytymisen mukaan (Magnhagen 2007), ja kokonaisten ahvenparvien välillä on havaittu eroja käyttäytymisessä (Magnhagen 2006). Parvikalojen ryhmäkäyttäytyminen voi määräytyä esimerkiksi ryhmän johtajayksilöiden persoonallisuuden mukaan (Webster ja Ward 2011). Lisäksi aiempi kokemus pedoista voi muokata yksilön persoonallisuutta. Predaatiolle altistuneet hammaskarpit olivat aktiivisempia ja valppaampia kuin predaatiota kokemattomat (Money ym. 2017). Kolmipiikillä predaatiolle altistuneena rohkeat kalat ovat myös aggressiivisia (Bell ja Sih 2007). Ahvenen kokema kannibalistinen predaatio poikasvaiheessa voi vähentää rohkeutta (Magnhagen 2006). Sosiaalisessa vuorovaikutuksessa parvikäyttäytyminen ja aggressiivinen kannibalismi voivat toimia toistensa vastakohtina, joihin liittyvät myös erilaiset ruokailustrategiat. Tässä tutkimuksessa ei ollut mahdollista huomioida tarkemmin koepopulaatioiden kokemaa kannibalismia, mutta aikaisempien tutkimusten perusteella voidaan olettaa, että kannibalismi on vaikuttanut myös koeyksilöiden käyttäytymiseen, esimerkiksi rohkeuteen.

Lisäksi tämä tutkimustulos saattaa johtua kalastusvalinnan aiheuttaman ryhmädynamiikan muutoksesta. Rohkeiden yksilöiden poistaminen populaatiosta voi häiritä yksilöiden sosiaalista käyttäytymistä ja heikentää kalojen luontaista ryhmäkäyttäytymistä (Arlinghaus ym. 2016). Isompien ja kokeneiden yksilöiden ollessa rohkeita niiden menetys merkitsee parven yhteisen tiedonlähteen menetystä (Brown ym. 2007). Rohkeiden yksilöiden poistaminen ryhmästä voi myös vaikeuttaa ryhmän yhteisen päätöksentekoa (Arlinghaus ym. 2017). Rohkeita yksilöitä valikoiva kalastus vähentää ryhmän persoonallisuuden monimuotoisuutta, minkä tuloksena ryhmässä ei osata hyödyntää ryhmän yhteistä tietoa ja taitoa tärkeissä päätöstenteeissa liittyen esimerkiksi ruokailuun tai petojen välttelemiseen (Arlinghaus ym. 2017). Sen lisäksi rohkeat yksilöt hyödyntävät todennäköisemmin yksilöiden omaa informaatiota (Webster ja Laland 2011), ja ero tiedonkäytössä johtaa erikoistumiseen tiettyihin sosiaalisiin rooleihin kuten



johtajiin ja seuraajiin (Johnstone ja Manica 2011). Täten rohkeiden yksilöiden poistaminen voi johtaa siihen, että ryhmästä puuttuu johtajia (Arlinghaus ym. 2017). Tällainen sosiaalisen ympäristön muutos voi vaikuttaa merkittävästi kalastukselta selviytyneiden käyttäytymiseen.

#### 4.4.3. Kalastusvalinnan populaatiotason vaikutukset

Kalastuksen aiheuttamaa ujoussyndroomaa voi havaita henkiin jääneiden kalayksilöiden käyttäytymisen muutoksena (Arlinghaus ym. 2017). Jos passiiviset kalastusmenetelmät lisäävät arkojen kalojen määrää, sillä voi olla kauaskantoinen vaikutus populaatio- ja sosiaaliselle dynamiikalle (Sih ym. 2011, Palkovacs ym. 2012). Ujoussyndrooma saattaa merkitä sitä, että kalat käyttävät vähemmän aikaa ruokailuun altistuen vähemmän pedoille, jolloin aroilla kaloilla saattaa olla matalampi luonnollinen kuolleisuus (Arlinghaus ym. 2017, toisaalta Nannini ym. 2011).

Kalastuksella saattaa olla vaikutusta kannibalismiin myös populaatiotasolla esimerkiksi vähentämällä nuorten kannibaalien osuutta populaatiossa. Valintalinjakohtaisia eroja kannibalismin ilmenemiseen on kuitenkin vaikea eritellä tässä tutkimuksessa. Koepopulaatioissa kannibalismi tapahtui luonnostaan alkukasvatuksen aikana, enkä voinut vaikuttaa sen kehittymiseen ja ilmenemiseen eri valintalinjoissa. Täten poikasten välinen kokoero on ainoa mittari, jota käytin kannibalismin luokittelussa. Samaikäisten poikasten koko vaihteli suuresti 37–118 mm. Ahvenella kokoeron perusteella voidaan luokitella samaikäisiä poikasia planktonin/pohjaeläintensyöjiin ja piskivoreihin/kannibaaleihin (Urbatzka ym. 2008). Kannibalismi on tiheysriippuvainen (Baras 2013) ja vähentää isojen yksilöiden resurssikilpailua alentamalla kilpailijoiden tiheyttä (Claessen ym. 2000). Kun poikasia luokittelin Heermannin ym. (2007) mukaan kahteen kokoluokkaan, kävi ilmi, että isojen poikasten (> 70 mm) eli todennäköisten kannibaalien määrä vaihteli eri valintalinjoissa (25,0 % alttiiden poikasista, 21,2 % ei-alttiiden poikasista, 40,9 % kontrollin poikasista). Tämä saattaa viitata kannibalismin olevan yhteydessä kalastusalttiuteen, mutta tämän aineiston perusteella ei ole mahdollista tehdä johtopäätöksiä mahdollisista syy-seuraussuhteista, joten kalastuksen vaikutusta kannibalismin ilmenemiseen olisi hyvä tutkia erikseen jatkotutkimuksessa.

Nopeilla muutoksilla ekologisesti tärkeissä piirteissä voi olla merkittäviä vaikutuksia populaatiodynamiikkaan riippumatta siitä, ovatko kyseiset fenotyyppiset muutokset plastisia vai evolutiivisia (Schoener 2011, Arlinghaus ym. 2016). Kalastus yleisesti vähentää suurten aikuisten määrää, mikä voi lisätä nuorten yksilöiden tiheyttä ja kilpailua resursseista (Schröder

ym. 2009, Ohlberger ym. 2011). Valikoiva kalastus voi tuottaa arempia populaatioita, joilla on matalampi lisääntymiskyky (Arlinghaus ym. 2017). Esimerkiksi kalastukselle alttiit bassikoiraat ovat aggressiivisempia predaattoreita vastaan, tehokkaampia jälkeläisten hoidossa ja lisääntyvät tehokkaammin (Sutter ym. 2012). Isobassilla on havaittu, että kalastuksen jälkeen jättämät hidaskasvuiset ja vähemmän aggressiiviset yksilöt ovat vähentäneet jälkeläishoitoa ja ovat vähemmän aktiivisia ruokaillessa (Cooke ym. 2007, Philipp ym. 2009, Redpath ym. 2009, 2010). Heikentynyt jälkeläishoito ja territoriaalinen käyttäytyminen saattavat johtaa muutoksiin populaatiodynamiikassa (Palkovacs ym. 2012).

#### 4.4.4. Kalastuksen evolutiiviset vaikutukset

Kalastusvalinta kohdistuu kalojen yksilöllisiin ominaisuuksiin, jotka johtavat yksilöiden kelpoisuuseroihin (Mittelbach ym. 2014). Kelpoisuuserot ovat evoluution edellytyksiä, ja ne johtuvat erilaisista elämänstrategioista, jotka ilmenevät muun muassa lisääntymismenestyksen ja selviytymisen välisenä trade off-suhteena (Mittelbach ym. 2014, Heino ym. 2015). Esimerkiksi POLS-teorian mukaan rohkeat yksilöt saattavat lisääntyä aikaisemmin, mutta myös kuolla aikaisemmin (Réale ym. 2010). Persoonallisuus vaikuttaa yksilön kelpoisuuteen (Sih ym. 2004), ja riippuu kontekstista, millaisesta persoonallisuuspiirteestä on etua tai haittaa (Mittelbach ym. 2014). Sutterin ym. (2012) mukaan vapakalastus poistaa populaatiosta yksilöitä, joilla on usein paras kelpoisuus, ja lisää valintapainetta käyttäytymispiirteisiin, jotka auttavat kaloja välttämään kalastukselta.

Yksilön käyttäytymisen yhteensopivuus ympäristön kanssa määrittelee yksilön kelpoisuuden, ja yksilöiden väliset geneettiset persoonallisuuserot vaikuttavat käyttäytymisen evoluutioon (Sih ym. 2011). Jos kalastus poistaa yhden ääripään edustajia tietyssä käyttäytymispiirteessä, siihen kohdistunut valinta voi siirtää kyseisen piirteen keskiarvoa populaatiossa ja vähentää yksilöiden välisiä vaihteluja käyttäytymisessä johtaen evolutiivisiin muutoksiin (Dingemanse ym. 2009, Diaz Pauli ja Sih 2017). Kalastuksen vaikutus persoonallisuuden monimuotoisuuteen voi olla merkittävämpi kuin persoonallisuuden keskiarvo sinänsä (Diaz Pauli ja Sih 2017). Monimuotoisuuden väheneminen voi johtaa populaation kilpailukyvyn ja sopeutumiskyvyn alenemiseen, ja siten sukupuuttoriski kasvaa (Budaev ja Brown 2011, Sih 2013, Smith ja Blumstein 2013). Esimerkiksi sosiaalisilla kaloilla monenlaisista persoonallisuuksista koostuvat parvet ruokailevat tehokkaammin ja pakenevat nopeammin uhkatilanteessa kuin pelkästään ujoista tai rohkeista yksilöistä koostuvat parvet, ja täten monipersonaaliset parvet ovat kestävämpiä ja joustavampia kuin yhden persoonan parvet (Dyer ym. 2009).

Persoonallisuuden heterogeenisyys voi parantaa populaatioiden selviytymismahdollisuuksia jatkuvasti muuttavassa ympäristössä myös kalastusvalinnan alla (Dingemanse ym. 2004).

Intensiivinen kalastus on aiheuttanut useilla kalalajeilla kantojen romahduksia eri puolilla maailmaa (Myers ym. 1997). On havaittu, että kalastuksen rajoittaminen tai lopettaminen ei pelkästään riitä ylikalastettuja kantojen palautumiseen entiseen tilaan, ja ylikalastuksesta toipuminen voi olla hyvin hidasta tai toipumista ei tapahdu lainkaan (Hutchings 2000). Varsinkin kalastuksen aikaansaamat geneettiset muutokset ovat pitkäkestoisia ja usein peruuttamattomia, toisin kuin monet fenotyyppiset muutokset (Law 2000, Stenseth ja Dunlop 2009). Kalojen elinkierto-ominaisuuksien kuten koon suhteen on jo osoitettu, että yksilöiden välinen vaihtelu esimerkiksi kasvunopeudessa ja sukukypsyysikässä on vähentynyt ylikalastuksen vuoksi (esimerkiksi Law 2000, Hutchings 2001). Kalastuksen aiheuttama evoluutio voi vähentää kalojen ominaisuuksien monimuotoisuutta, minkä seurauksena kalakannat saattavat menettää joustavuutta mukautua muuttuviin ympäristöoloihin, mikä heikentää kestävä kalastuksen tuottoa (Walsh ym. 2005, Heino ym. 2015). Kalojen käyttäytyminen voi tuoda uutta näkökulmaa kestävä kalastuksen suojelun suunnitteluun, ja persoonallisuuden monimuotoisuuden säilyttäminen kalakannoissa saattaa olla yksi avaintekijä, jolla on suuri merkitys kalakantojen elinvoimaisina pysymisen kannalta niin paikallisesti kuin maailmanlaajuisesti.

## 5. Yhteenveto

Tutkin käyttäytymiseen kohdistuvan kalastusvalinnan vaikutusta seuraavaan sukupolveen tutkimalla ahvenpoikasten persoonallisuutta suhteessa niiden vanhempien kalastusalttiuteen. Lisäksi tarkastelin poikasten persoonallisuuden ja kasvunopeuden keskinäisten kytkösten yhteyttä kannibalismiin. Vanhempien kalastusalttiuden perusteella poikasista tuotettiin kolme valintalinjaa; kalastettujen ja kalastukselta selviytyneiden vanhempien poikaset sekä valikoimattoman kontrolliryhmän poikaset. Tein vuodenikäisille poikasille käyttäytymistestejä avokenttätestimenetelmän avulla. Poikasten väliset kokoerot kertoivat niiden kasvunopeuseroista, ja ruokailustrategian vuoksi nopeakasvuiset poikaset tunnistin mahdollisiksi kannibaaleiksi.

Käyttäytymiskokeissa havaitsin, että hidaskasvuiset poikaset olivat sosiaalisesti aktiivisempia ja rohkeampia uudessa ympäristössä kuin nopeakasvuiset poikaset. Tulokseni perusteella poikasten kasvunopeus ja persoonallisuus ovat kytköksissä. Kuitenkin aiempien tutkimusten mukaan aktiiviset ja rohkeat yksilöt kasvavat usein nopeasti, eli tulokseni olivat päinvastaisia kuin POLS-teoria ennustaa. Ahvenen tarve parveutua nuorena ja ruokailukäyttäytymisen muuttuminen eri kehitysvaiheessa saattavat selittää, miksi nimenomaan hidaskasvuiset poikaset olivat sosiaalisesti aktiivisia ja rohkeita. Tulokseni osoittivat myös, että kalastusvalinta voi kohdistua suoraan käyttäytymiseen ja johtaa ujoussyndroomaan kalastetussa populaatiossa. Lisäksi tulokseni mukaan käyttäytymiserot valintalinjojen välillä olivat riippuvaisia poikasten koosta. Kalastukselta selviytyneiden ahventen poikaset olivat ujompia ja sosiaalisesti passiivisempia kuin kalastamattoman kontrolliryhmän poikaset. Kalastettujen ahventen nopeakasvuiset poikaset (kannibaalit) olivat rohkeampia kuin kontrolliryhmän nopeakasvuiset poikaset, kun taas kalastukselta selviytyneiden vanhempien hidaskasvuiset poikaset olivat sosiaalisesti passiivisempia kuin kontrolliryhmän hidaskasvuiset poikaset.

Kalastuksen vaikutuksia seuraaviin sukupolviin on alettu tutkia käyttäytymisen näkökulmasta vasta viime vuosikymmenen aikana. Vapakalastuksen kaltaiset kalastusmenetelmät valikoivat rohkeita yksilöitä ja saattavat muuttaa jäljelle jääneiden parvien sosiaalisia rakenteita. Käyttäytymiseen kohdistuva kalastus voi epäsuoran vaikutuksen kautta vaikuttaa seuraaviin sukupolviin suosimalla hidaskasvuisia yksilöitä. Nopeakasvuisten kannibaalien osuus saattaa vähentyä kalastetussa populaatiossa, ja kalastusvalinnan hidaskasvuisuuden suosiminen saattaa

voimistua entistä enemmän. Kalastusvalinnan suorien ja epäsuorien moniulotteisten vaikutusten ymmärtäminen on tärkeää kestävän kalastuksen ja kalakantojen suojelun kannalta.

## 6. Kiitokset

Tämän uskomattoman seikkailun päättyessä minut on vallannut suunnattoman kiitollinen olo. Matkan varrella olen saanut valtavasti voimaa jatkaa eteenpäin ihmisiltä, jotka ovat uskoneet minuun ja tukeneet minua sanoillaan ja läsnäolollaan.

Ensimmäisenä haluaisin kiittää pääohjaajaani, professori Arja Kaitalaa, joka tutustutti minut kiehtovaan eläinten käyttäytymisen maailmaan. Sillä on suurta merkitystä, että on tietoinen siitä, mikä kiinnostaa itseään kaikkein eniten elämässä. Haaveeni alkoi siitä hetkestä, kun Arja esitteli minulle Afrikan mangustien elämää, ja aion jatkaa haaveeni jahtaamista myös valmistumiseni jälkeen.

Voisin sanoa, että ilman omaopettajaani Emma Vatkaa en olisi nyt tässä. Emma on pelastanut minut aina pahimmissa jumi-tilanteissa moneen otteeseen. Tapaaminen Emmen kanssa on joka kerta todella voimaannuttava, ja mielestäni hän on melkein taianomainen rohkaistessaan muista ihmisistä. Kiitos myös Terolle oikolukuavusta ja Johannekselle akvaariokuvasta (ja anteeksi kun pyydän apua aina viime tingassa!).

Kiitän Suomen Biologian Seura Vanamo ry:tä gradututkimukselleni myönnetystä apurahasta, joka mahdollisti tutkimukseni toteuttamisen. Suuret kiitokset kuuluvat myös Luonnonvarakeskuksen Paltamon kalantutkimusaseman Pekka Hyväriselle ja henkilökunnalle, joiden apu oli korvaamattoman tärkeää kokeiden toteuttamisen osalta. Tulen myös muistamaan aina Oulun yliopistoa sekä tiedekunnan dekaaneja ja muita päättäjiä, jotka antoivat minun tehdä tämän gradututkielmani valmiiksi ja saattaa opintoni loppuun.

Lopuksi sydämellisimmät kiitokset toiselle ohjaajalleni Laura Härköselälle tästä huikeasta yhteisestä matkasta. Olen oppinut aivan valtavasti, ja epäilemättä tämä oli parasta ja mielenkiintoisinta, mitä olen tehnyt koko opiskeluni aikana. Ihailen Lauraa suuresti niin arvostettuna persoonallisuustutkijana kuin lämminsydämisenä eläintenystävänä. Se, että olen saanut tuntea Luran, on aarteeni, josta olen ylpeä ja joka antaa voimaa jatkossakin haaveita seurattessani. Minun tulee ikävä hänen elämänmyönteistä asennettaan, mutta tulen varmasti seuraamaan hänen tutkijaelämäänsä myös jatkossa!

## 7. Lähteet

- Adriaenssens, B., & Johnsson, J. I. (2011) Shy trout grow faster: exploring links between personality and fitness-related traits in the wild. *Behavioral Ecology*, 22(1): 135–143.
- Alioravainen, N., Hyvärinen, P., & Vainikka, A. (2020) Behavioural effects in juvenile brown trout in response to parental angling selection. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 77(2): 365–374.
- Allendorf, F. W., & Hard, J. J. (2009) Human-induced evolution caused by unnatural selection through harvest of wild animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(1): 9987–9994.
- Alós, J., Palmer, M., & Arlinghaus, R. (2012) Consistent selection towards low activity phenotypes when catchability depends on encounters among human predators and fish. *PLoS ONE*, 7(10): e48030.
- Alós, J., Palmer, M., Catalan, I., Alonso-Fernández, A., Basterretxea, G., Jordi, A., Buttay, L., Morales-Nin, B., & Arlinghaus, R. (2014) Selective exploitation of spatially structured coastal fish populations by recreational anglers may lead to evolutionary downsizing of adults. *Marine Ecology Progress Series*, 503: 219–233.
- Alós, J., Palmer, M., Rosselló, R., & Arlinghaus, R. (2016) Fast and behavior-selective exploitation of a marine fish targeted by anglers. *Scientific Reports*, 6(1): 38093.
- Andersen, K. H., Marty, L., & Arlinghaus, R. (2018) Evolution of boldness and life history in response to selective harvesting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 75(2): 271–281.
- Anderson Berdal, M., Rosenqvist, G., & Wright, J. (2018) Innovation as part of a wider behavioural syndrome in the guppy: The effect of sex and body size. *Ethology*, 124(10): 760–772.
- Ariyomo, T. O., Carter, M., & Watt, P. J. (2013) Heritability of boldness and aggressiveness in the zebrafish. *Behavior Genetics*, 43(2): 161–167.
- Arlinghaus, R., Cooke, S. J., Sutton, S. G., Danylchuk, A. J., Potts, W., Freire, K. de M. F., Alós, J., da Silva, E. T., Cowx, I. G., & van Anrooy, R. (2016) Recommendations for the future of recreational fisheries to prepare the social-ecological system to cope with change. *Fisheries Management and Ecology*, 23(3–4): 177–186.
- Arlinghaus, R., Laskowski, K. L., Alós, J., Klefoth, T., Monk, C. T., Nakayama, S., & Schröder, A. (2017) Passive gear-induced timidity syndrome in wild fish populations and its potential ecological and managerial implications. *Fish and Fisheries*, 18(2): 360–373.

- Baras, E. (2000) Sibling cannibalism in dorada under experimental conditions. II. Effect of initial size heterogeneity, diet and light regime on early cannibalism. *Journal of Fish Biology*, 57(4): 1021–1036.
- Baras, E. (2013) Cannibalism in fish larvae: What have we learned? *Teoksessa: Larval fish aquaculture*. (pp 167–199) Montpellier, France.
- Bell, A. M. (2004) Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of Evolutionary Biology*, 18(2): 464–473.
- Bell, A. (2013) Randomized or fixed order for studies of behavioral syndromes? *Behavioral Ecology*, 24(1): 16–20.
- Bell, A. M., Hankison, S. J., & Laskowski, K. L. (2009) The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 77(4): 771–783.
- Bell, A. M., & Sih, A. (2007) Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, 10(9): 828–834.
- Binder, T. R., Nannini, M. A., Wahl, D. H., Arlinghaus, R., Klefoth, T., Philipp, D. P., & Cooke, S. J. (2012) Largemouth bass selected for differential vulnerability to angling exhibit similar routine locomotory activity in experimental ponds. *Transactions of the American Fisheries Society*, 141(5): 1252–1259.
- Biro, P. A., Abrahams, M. V., & Post, J. R. (2007) Direct manipulation of behaviour reveals a mechanism for variation in growth and mortality among prey populations. *Animal Behaviour*, 73(5): 891–896.
- Biro, P. A., Abrahams, M. V., Post, J. R., & Parkinson, E. A. (2006) Behavioural trade-offs between growth and mortality explain evolution of submaximal growth rates. *Journal of Animal Ecology*, 75(5): 1165–1171.
- Biro, P. A., & Post, J. R. (2008) Rapid depletion of genotypes with fast growth and bold personality traits from harvested fish populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(8): 2919–2922.
- Biro, P. A., & Sampson, P. (2015) Fishing directly selects on growth rate via behaviour: implications of growth-selection that is independent of size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1802): 20142283.
- Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2008) Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution*, 23(7): 361–368.
- Boon, A. K., Réale, D., & Boutin, S. (2008) Personality, habitat use, and their consequences for survival in North American red squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*. *Oikos*, 117(9): 1321–1328.



- Boon, A. K., Réale, D., & Boutin, S. (2007) The interaction between personality, offspring fitness and food abundance in North American red squirrels. *Ecology Letters*, 10(11): 1094–1104.
- Brabrand, A. (1995) Intra-cohort cannibalism among larval stages of perch (*Perca fluviatilis*). *Ecology of Freshwater Fish*, 4(2), 70–76.
- Brown, C., & Braithwaite, V. A. (2004) Size matters: a test of boldness in eight populations of the poeciliid *Brachyraphis episcopi*. *Animal Behaviour*, 68(6): 1325–1329.
- Brown, C., & Irving, E. (2014) Individual personality traits influence group exploration in a feral guppy population. *Behavioral Ecology*, 25(1): 95–101.
- Budaev, S., & Brown, C. (2011) Personality Traits and Behaviour. *Teoksessa: Fish Cognition and Behavior* (pp. 135–165). Wiley-Blackwell.
- Careau, V., Thomas, D., Humphries, M. M., & Réale, D. (2008) Energy metabolism and animal personality. *Oikos*, 117(5): 641–653.
- Carere, C., Drent, P. J., Privitera, L., Koolhaas, J. M., & Groothuis, T. G. G. (2005) Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour*, 70(4): 795–805.
- Carlson, S. M., Edeline, E., Asbjørn Vøllestad, L., Haugen, T. O., Winfield, I. J., Fletcher, J. M., Ben James, J., & Stenseth, N. C. (2007) Four decades of opposing natural and human-induced artificial selection acting on Windermere pike (*Esox lucius*). *Ecology Letters*, 10(6): 512–521.
- Carter, A. J., English, S., & Clutton-Brock, T. H. (2014) Cooperative personalities and social niche specialization in female meerkats. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(5): 815–825.
- Cattelan, S., Lucon-Xiccato, T., Pilastro, A., & Griggio, M. (2017) Is the mirror test a valid measure of fish sociability? *Animal Behaviour*, 127: 109–116.
- Chervet, N., Zöttl, M., Schürch, R., Taborsky, M., & Heg, D. (2011) Repeatability and heritability of behavioural types in a social cichlid. *International Journal of Evolutionary Biology*, 2011: 1–15.
- Chiyo, P. I., Obanda, V., & Korir, D. K. (2015) Illegal tusk harvest and the decline of tusk size in the African elephant. *Ecology and Evolution*, 5(22): 5216–5229.
- Christensen, B., & Persson, L. (1993) Species-specific antipredatory behaviours: effects on prey choice in different habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32(1).
- Ciuti, S., Northrup, J. M., Muhly, T. B., Simi, S., Musiani, M., Pitt, J. A., & Boyce, M. S. (2012) Effects of humans on behaviour of wildlife exceed those of natural predators in a landscape of fear. *PLoS ONE*, 7(11): e50611.

- Claessen, D., de Roos, A. M., & Persson, L. (2000) Dwarfs and giants: cannibalism and competition in size-structured populations. *The American Naturalist*, 155(2): 219–237.
- Colchen, T., Faux, E., Teletchea, F., & Pasquet, A. (2017) Is personality of young fish consistent through different behavioural tests? *Applied Animal Behaviour Science*, 194: 127–134.
- Colchen, T., Fontaine, P., Ledoré, Y., Teletchea, F., & Pasquet, A. (2019) Intra-cohort cannibalism in early life stages of pikeperch. *Aquaculture Research*, 50(3): 915–924.
- Colléter, M., & Brown, C. (2011) Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups. *Animal Behaviour*, 81(6): 1231–1237.
- Coltman, D. W., Pilkington, J. G., & Pemberton, J. M. (2003) Fine-scale genetic structure in a free-living ungulate population. *Molecular Ecology*, 12(3): 733–742.
- Coltman, D. W. (2008) Evolutionary rebound from selective harvesting. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(3): 117–118.
- Conrad, J. L., Weinersmith, K. L., Brodin, T., Saltz, J. B., & Sih, A. (2011) Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. *Journal of Fish Biology*, 78(2): 395–435.
- Cooke, S. J., Suski, C. D., Ostrand, K. G., Wahl, D. H., & Philipp, D. P. (2007) Physiological and behavioral consequences of long-term artificial selection for vulnerability to recreational angling in a teleost fish. *Physiological and Biochemical Zoology*, 80(5): 480–490.
- Dammhahn, M., Dingemanse, N. J., Niemelä, P. T., & Réale, D. (2018) Pace-of-life syndromes: a framework for the adaptive integration of behaviour, physiology and life history. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(3): 62.
- Darimont, C. T., Carlson, S. M., Kinnison, M. T., Paquet, P. C., Reimchen, T. E., & Wilmers, C. C. (2009) Human predators outpace other agents of trait change in the wild. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(3): 952–954.
- Darimont, C. T., Fox, C. H., Bryan, H. M., & Reimchen, T. E. (2011) The unique ecology of human predators. Downloaded from Science.
- Davies, N. B., Krebs, J. R., & West, S. A. (2012) An introduction to behavioural ecology. Fourth Edition. In *Statewide Agricultural Land Use Baseline 2015*.
- De Santi, A., Sovrano, V. A., Bisazza, A., & Vallortigara, G. (2001) Mosquitofish display differential left- and right-eye use during mirror image scrutiny and predator inspection responses. *Animal Behaviour*, 61(2): 305–310.

- Diaz Pauli, B., Wiech, M., Heino, M., & Utne-Palm, A. C. (2015) Opposite selection on behavioural types by active and passive fishing gears in a simulated guppy *Poecilia reticulata* fishery. *Journal of Fish Biology*, 86(3): 1030–1045.
- Diaz Pauli, B., & Sih, A. (2017) Behavioural responses to human-induced change: Why fishing should not be ignored. *Evolutionary Applications*, 10(3): 231–240.
- Dingemanse, N. J., & Araya-Ajoy, Y. G. (2015) Interacting personalities: behavioural ecology meets quantitative genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(2): 88–97.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., & Tinbergen, J. M. (2004) Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1541): 847–852.
- Dingemanse, N. J., Both, C., Drent, P. J., van Oers, K., & van Noordwijk, A. J. (2002) Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour*, 64(6): 929–938.
- Dingemanse, N. J., & Réale, D. (2005) Natural selection and animal personality. *Behaviour*, 142(9–10): 1159–1184.
- Dingemanse, N. J., Van der Plas, F., Wright, J., Réale, D., Schrama, M., Roff, D. A., Van der Zee, E., & Barber, I. (2009) Individual experience and evolutionary history of predation affect expression of heritable variation in fish personality and morphology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1660): 1285–1293.
- Dingemanse, N. J., Wright, J., Kazem, A. J. N., Thomas, D. K., Hickling, R., & Dawnay, N. (2007) Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *Journal of Animal Ecology*, 76(6): 1128–1138.
- Dochtermann, N. A., Schwab, T., & Sih, A. (2015) The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1798): 20142201.
- Dyer, J. R. G., Croft, D. P., Morrell, L. J., & Krause, J. (2009) Shoal composition determines foraging success in the guppy. *Behavioral Ecology*, 20(1): 165–171.
- Edenbrow, M., & Croft, D. P. (2013) Environmental and genetic effects shape the development of personality traits in the mangrove killifish *Kryptolebias marmoratus*. *Oikos*, 122(5): 667–681.
- Enberg, K., Jørgensen, C., Dunlop, E. S., Heino, M., & Dieckmann, U. (2009) Implications of fisheries-induced evolution for stock rebuilding and recovery. *Evolutionary Applications*, 2(3): 394–414.

- Enberg, K., Jørgensen, C., Dunlop, E. S., Varpe, Ø., Boukal, D. S., Baulier, L., Eliassen, S., & Heino, M. (2012) Fishing-induced evolution of growth: concepts, mechanisms and the empirical evidence. *Marine Ecology*, 33(1): 1–25.
- Endler, J. A. (1986). *Natural selection in the wild*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. C. (1996) *Introduction to quantitative genetics* (Fourth Edition). In *Trends in Genetics*.
- Fisher, R. A. (1930) The Evolution of Dominance in Certain Polymorphic Species. *The American Naturalist*, 64(694): 385–406.
- Gabriel, O., Lange, K., Dahm, E., & Wendt, T. (2005) *Fish catching methods of the world*. Teoksessa: O. Gabriel, K. Lange, E. Dahm, & T. Wendt (Eds.), *Fish catching methods of the world*. Wiley.
- Galarowicz, T. L., & Wahl, D. H. (2005) Foraging by a young-of-the-year piscivore: the role of predator size, prey type, and density. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(10): 2330–2342.
- Garland Jr., T. (2003) Selection experiments: an under-utilized tool in biomechanics and organismal biology. *Vertebrate Biomechanics and Evolution*.
- Garrett, G. P. (2002) Behavioral modification of angling vulnerability in largemouth bass through selective breeding. *Black Bass: Ecology, Conservation, and Management*.
- Geffroy, B., Samia, D. S. M., Bessa, E., & Blumstein, D. T. (2015) How nature-based tourism might increase prey vulnerability to predators. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(12): 755–765.
- Giraldeau, L.-A., & Beauchamp, G. (1999) Food exploitation: searching for the optimal joining policy. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(3): 102–106.
- Grant, B. S. (2012) Industrial Melanism. In eLS. John Wiley & Sons, Ltd.
- Groothuis, T. G. G., Koolhaas, J. M., Drent, P. J., & Carere, C. (2005) Epigenetic effects on personality traits: early food provisioning and sibling competition. *Behaviour*, 142(9–10): 1329–1355.
- Harris, S., Raya Rey, A., Zavalaga, C., & Quintana, F. (2014) Strong temporal consistency in the individual foraging behaviour of Imperial shags *Phalacrocorax atriceps*. *Ibis*, 156(3): 523–533.
- Heermann, L., Beeck, P., & Borchering, J. (2007) Two size classes of 0+ year perch: is phenotypic plasticity based on food resources? *Journal of Fish Biology*, 70(5): 1365–1377.
- Heino, M., Díaz Pauli, B., & Dieckmann, U. (2015) Fisheries-Induced Evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46(1): 461–480.

- Heino, M., & Godø, O. R. (2002) Fisheries-induced selection pressures in the context of sustainable fisheries. *Bulletin of Marine Science*.
- Heitor, F., órfão, I., & Vicente, L. (2009) Integrating personality and social learning in the study of social interactions among nonhuman animals: A promising approach. *Teoksessa: Handbook of Social Interactions in the 21st Century*.
- Hendry, A. P., Farrugia, T. J., & Kinnison, M. T. (2008) Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations. *Molecular Ecology*, 17(1): 20–29.
- Hoare, D. (2000) Body size and shoaling in fish. *Journal of Fish Biology*, 57(6): 1351–1366.
- Huntingford, F. A., Borçato, F. L., & Mesquita, F. O. (2013) Identifying individual common carp *Cyprinus carpio* using scale pattern. *Journal of Fish Biology*, 83(5): 1453–1458.
- Huntingford, F. A. (1976) The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus Aculeatus*. *Animal Behaviour*, 24(2): 245–260.
- Hutchings, J. (2001) Influence of population decline, fishing, and spawner variability on the recovery of marine fishes. *Journal of Fish Biology*, 59: 306–322.
- Hutchings, J. A. (2000) Numerical assessment in the front seat, ecology and evolution in the back seat: Time to change drivers in fisheries and aquatic sciences? *Marine Ecology Progress Series*.
- Härkönen, L., Alioravainen, N., Vainikka, A., & Hyvärinen, P. (2019) Night reveals individuality in a shoaling fish. *Behavioral Ecology*, 30(3): 785–791.
- Härkönen, L., Hyvärinen, P., Mehtätalo, L., & Vainikka, A. (2017) Growth, survival and interspecific social learning in the first hatchery generation of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*). *Aquaculture*, 466: 64–71.
- Härkönen, L., Hyvärinen, P., Niemelä, P. T., & Vainikka, A. (2016) Behavioural variation in Eurasian perch populations with respect to relative catchability. *Acta Ethologica*, 19(1): 21–31.
- Härkönen, L., Hyvärinen, P., Paappanen, J., & Vainikka, A. (2014) Explorative behavior increases vulnerability to angling in hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71(12): 1900–1909.
- Johnson, J. M., & Post, D. M. (1996) Morphological constraints on intracohort cannibalism in age-0 largemouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, 125(5): 809–812.
- Johnsson, J. I., Parkkonen, J., & Förlin, L. (2003) Reduced territorial defence in rainbow trout fry exposed to a paper mill effluent: using the mirror image stimulation test as a behavioural bioassay. *Journal of Fish Biology*, 62(4): 959–964.

- Johnstone, R. A., & Manica, A. (2011) Evolution of personality differences in leadership. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(20): 8373–8378.
- Kawecki, T. J., Lenski, R. E., Ebert, D., Hollis, B., Olivieri, I., & Whitlock, M. C. (2012) Experimental evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(10): 547–560.
- Kekäläinen, J., Podgorniak, T., Puolakka, T., Hyvärinen, P., & Vainikka, A. (2014) Individually assessed boldness predicts *Perca fluviatilis* behaviour in shoals, but is not associated with the capture order or angling method. *Journal of Fish Biology*, 85(5): 1603–1616.
- King, A. J., Williams, L. J., & Mettke-Hofmann, C. (2015) The effects of social conformity on Gouldian finch personality. *Animal Behaviour*, 99: 25–31.
- Klefoth, T., Pieterek, T., & Arlinghaus, R. (2013) Impacts of domestication on angling vulnerability of common carp, *Cyprinus carpio*: the role of learning, foraging behaviour and food preferences. *Fisheries Management and Ecology*, 20(2–3): 174–186.
- Klefoth, T., Skov, C., Kuparinen, A., & Arlinghaus, R. (2017) Toward a mechanistic understanding of vulnerability to hook-and-line fishing: Boldness as the basic target of angling-induced selection. *Evolutionary Applications*, 10(10): 994–1006.
- Kohane, M. J., & Parsons, P. A. (1987) Mating ability in laboratory-adapted and field-derived *Drosophila melanogaster*: The stress of domestication. *Behavior Genetics*, 17(6), 541–558.
- Kortet, R., Vainikka, A., Janhunen, M., Piironen, J., & Hyvärinen, P. (2014) Behavioral variation shows heritability in juvenile brown trout *Salmo trutta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(6): 927–934.
- Krause, J., James, R., & Croft, D. P. (2010) Personality in the context of social networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560): 4099–4106.
- Krause, J. & Ruxton, G. D. (2002) *Living in groups*. Oxford University Press, New York.
- Kubitza, F., & Lovshin, L. L. (1999) Formulated diets, feeding strategies, and cannibalism control during intensive culture of juvenile carnivorous fishes. *Reviews in Fisheries Science*, 7(1): 1–22.
- Kuparinen, A., & Festa-Bianchet, M. (2017) Harvest-induced evolution: insights from aquatic and terrestrial systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1712): 20160036.
- Kuparinen, A., & Merilä, J. (2007) Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(12): 652–659.

- Law, R. (2000) Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science*, 57(3): 659–668.
- Leclerc, M., Zedrosser, A., & Pelletier, F. (2017) Harvesting as a potential selective pressure on behavioural traits. *Journal of Applied Ecology*, 54(6): 1941–1945.
- Lennox, R. J., Alós, J., Arlinghaus, R., Horodysky, A., Klefoth, T., Monk, C. T., & Cooke, S. J. (2017) What makes fish vulnerable to capture by hooks? A conceptual framework and a review of key determinants. *Fish and Fisheries*, 18(5): 986–1010.
- Lessells, C. M., & Boag, P. T. (1987) Unrepeatable repeatabilities: A common mistake. *The Auk*, 104(1): 116–121.
- Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4): 619–640.
- Ljungfeldt, L. E., Espedal, P., Nilsen, F., Skern-Mauritzen, M., & Glover, K. (2014) A common-garden experiment to quantify evolutionary processes in copepods: the case of emamectin benzoate resistance in the parasitic sea louse *Lepeophtheirus salmonis*. *BMC Evolutionary Biology*, 14(1): 108.
- Louison, M. J., Jeffrey, J. D., Suski, C. D., & Stein, J. A. (2018) Sociable bluegill, *Lepomis macrochirus*, are selectively captured via recreational angling. *Animal Behaviour*, 142: 129–137.
- Løkkeborg, S., Fernö, A., & Humborstad, O.-B. (2010) Fish behavior in relation to longlines. *Teoksessa: Behavior of Marine Fishes* (pp. 105–141). Wiley-Blackwell.
- M. R., D. (2002) Repeatability estimates do not always set an upper limit to heritability. *Functional Ecology*, 16(2): 273–280.
- MacKay, J., & Haskell, M. (2015) Consistent individual behavioral variation: The difference between temperament, personality and behavioral syndromes. *Animals*, 5(3): 455–478.
- Magnhagen, C. (2015) Behaviour of percoid fishes in the wild and its relevance for culture. *Teoksessa: Biology and Culture of Percoid Fishes* (pp. 399–416). Springer Netherlands.
- Magnhagen, C. (2012) Personalities in a crowd: What shapes the behaviour of Eurasian perch and other shoaling fishes? *Current Zoology*, 58(1): 35–44.
- Magnhagen, C. (2007) Social influence on the correlation between behaviours in young-of-the-year perch. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(4): 525–531.
- Magnhagen, C. (2006) Risk-taking behaviour in foraging young-of-the-year perch varies with population size structure. *Oecologia*, 147(4): 734–743.
- Magnhagen, C., & Borcharding, J. (2008) Risk-taking behaviour in foraging perch: does predation pressure influence age-specific boldness? *Animal Behaviour*, 75(2): 509–517.

- Magnhagen, C., & Bunnefeld, N. (2009) Express your personality or go along with the group: what determines the behaviour of shoaling perch? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1671): 3369–3375.
- Magnhagen, C., & Staffan, F. (2005) Is boldness affected by group composition in young-of-the-year perch (*Perca fluviatilis*)? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57(3): 295–303.
- Majerus, M. E. N. (2009) Industrial Melanism. *Teoksessa: Encyclopedia of Insects* (pp. 496–500). Elsevier.
- Mather, J. A., & Logue, D. M. (2014) The Bold and the Spineless Invertebrate Personalities. *Teoksessa: Animal Personalities* (pp. 12–35). University of Chicago Press.
- Mathot, K. J., Nicolaus, M., Araya-Ajoy, Y. G., Dingemanse, N. J., & Kempenaers, B. (2015) Does metabolic rate predict risk-taking behaviour? A field experiment in a wild passerine bird. *Functional Ecology*, 29(2): 239–249.
- Mazue, G. P. F., Dechaume-Moncharmont, F.-X., & Godin, J.-G. J. (2015) Boldness-exploration behavioral syndrome: interfamily variability and repeatability of personality traits in the young of the convict cichlid (*Amatitlania siquia*). *Behavioral Ecology*, 26(3): 900–908.
- McEvoy, J., While, G. M., Sinn, D. L., Carver, S., & Wapstra, E. (2015) Behavioural syndromes and structural and temporal consistency of behavioural traits in a social lizard. *Journal of Zoology*, 296(1): 58–66.
- McLaughlin, R. L., Ferguson, M. M., & Noakes, D. L. G. (1999) Adaptive peaks and alternative foraging tactics in brook charr: evidence of short-term divergent selection for sitting-and-waiting and actively searching. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45(5): 386–395.
- McRobert, S. P., Kiesel, A. L., Snekser, J. L., & Ruhl, N. (2012) Behavioural syndromes and shoaling: connections between aggression, boldness and social behaviour in three different Danios. *Behaviour*, 149(10–12): 1155–1175.
- Meuthen, D., Ferrari, M. C. O., Lane, T., & Chivers, D. P. (2019) Plasticity of boldness: high perceived risk eliminates a relationship between boldness and body size in fathead minnows. *Animal Behaviour*, 147: 25–32.
- Miner, J., Wiegmann, D., Smith, K., & Newman, S. (2009) Individual differences in exploratory and antipredator behaviour in juvenile smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*). *Behaviour*, 146(2): 283–294.
- Mittelbach, G. G., Ballew, N. G., & Kjelvik, M. K. (2014) Fish behavioral types and their ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71(6): 927–944.



- Mittelbach, G. G., & Persson, L. (1998) The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(6): 1454–1465.
- Money, D. A., Ingley, S. J., & Johnson, J. B. (2016) Divergent predation environment between two sister species of livebearing fishes (*Cyprinodontiformes: Poeciliidae*) predicts boldness, activity, and exploration behavior. *Revista de Biología Tropical*, 65(1): 267.
- Montiglio, P.-O., Dammhahn, M., Dubuc Messier, G., & Réale, D. (2018) The pace-of-life syndrome revisited: the role of ecological conditions and natural history on the slow-fast continuum. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(7): 116.
- Moretz, J. A., Martins, E. P., & Robison, B. D. (2007) Behavioral syndromes and the evolution of correlated behavior in zebrafish. *Behavioral Ecology*, 18(3): 556–562.
- Myers, R. A., Hutchings, J. A., & Barrowman, N. J. (1997) Why do fish stocks collapse? The example of cod in Atlantic Canada. *Ecological Applications*.
- Nakayama, S., Masuda, R., & Tanaka, M. (2007) Onsets of schooling behavior and social transmission in chub mackerel *Scomber japonicus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(9): 1383–1390.
- Nannini, M. A., Wahl, D. H., Philipp, D. P., & Cooke, S. J. (2011) The influence of selection for vulnerability to angling on foraging ecology in largemouth bass *Micropterus salmoides*. *Journal of Fish Biology*, 79(4): 1017–1028.
- Näslund, J., Wengström, N., Wahlqvist, F., Aldvén, D., Závorka, L., & Höjesjö, J. (2018) Behavioral type, in interaction with body size, affects the recapture rate of brown trout *Salmo trutta* juveniles in their nursery stream. *Integrative Zoology*, 13(5): 604–611.
- Ohlberger, J., Langangen, Ø., Edeline, E., Claessen, D., Winfield, I. J., Stenseth, N. C., & Vøllestad, L. A. (2011) Stage-specific biomass overcompensation by juveniles in response to increased adult mortality in a wild fish population. *Ecology*, 92(12): 2175–2182.
- Ólafsdóttir, G. Á., & Magellan, K. (2016) Interactions between boldness, foraging performance and behavioural plasticity across social contexts. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(11): 1879–1889.
- Olsen, E. M., Knutsen, H., Gjøsæter, J., Jorde, P. E., Knutsen, J. A., & Stenseth, N. C. (2004) Life-history variation among local populations of Atlantic cod from the Norwegian Skagerrak coast. *Journal of Fish Biology*, 64(6): 1725–1730.
- Palkovacs, E. P., Kinnison, M. T., Correa, C., Dalton, C. M., & Hendry, A. P. (2012) Fates beyond traits: ecological consequences of human-induced trait change. *Evolutionary Applications*, 5(2): 183–191.

- Palumbi, S. R. (2001) Humans as the world's greatest evolutionary force. *Science*, 293(5536): 1786–1790.
- Penteriani, V., Del Mar Delgado, M., Bartolommei, P., Maggio, C., Alonso-Alvarez, C., & J. Holloway, G. (2008) Owls and rabbits: predation against substandard individuals of an easy prey. *Journal of Avian Biology*, 39(2): 215–221.
- Persson, L. (1988) Asymmetries in competitive and predatory interactions in fish populations. *Teoksessa: Size-Structured Populations* (pp. 203–218). Springer Berlin Heidelberg.
- Persson, L., Byström, P., & Wahlström, E. (2000) Cannibalism and competition in Eurasian perch: Population dynamics of an ontogenetic omnivore. *Ecology*.
- Peters, R. H. (1983) *The Ecological Implications of Body Size*. Teoksessa: *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press.
- Philipp, D. P., Cooke, S. J., Claussen, J. E., Koppelman, J. B., Suski, C. D., & Burkett, D. P. (2009) Selection for vulnerability to angling in largemouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138(1): 189–199.
- Pole, A., Gordon, I. J., Gorman, M. L., & MacAskill, M. (2004) Prey selection by African wild dogs (*Lycaon pictus*) in southern Zimbabwe. *Journal of Zoology*, 262(2): S0952836903004576.
- Polverino, G., Cigliano, C., Nakayama, S., & Mehner, T. (2016) Emergence and development of personality over the ontogeny of fish in absence of environmental stress factors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(12): 2027–2037.
- Post, D. M. (2003) Individual variation in the timing of ontogenetic niche shifts in largemouth bass. *Ecology*.
- Price, T. D., Qvarnström, A., & Irwin, D. E. (2003) The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1523): 1433–1440.
- Réale, D., & Dingemanse, N. J. (2010) Personality and individual social specialisation. *Teoksessa: T. Szekely, A. J. Moore, & J. Komdeur (Eds.), Social Behaviour* (pp. 417–441). Cambridge University Press.
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio, P.-O. (2010) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560): 4051–4063.
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82(2): 291–318.

- Redpath, T. D., Cooke, S. J., Arlinghaus, R., Wahl, D. H., & Philipp, D. P. (2009) Life-history traits and energetic status in relation to vulnerability to angling in an experimentally selected teleost fish. *Evolutionary Applications*, 2(3): 312–323.
- Redpath, T. D., Cooke, S. J., Suski, C. D., Arlinghaus, R., Couture, P., Wahl, D. H., & Philipp, D. P. (2010) The metabolic and biochemical basis of vulnerability to recreational angling after three generations of angling-induced selection in a teleost fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(12): 1983–1992.
- Regier, H. A., & Robson, D. S. (1966) Selectivity of gill nets, especially to lake whitefish. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 23(3): 423–454.
- Roy, T., Shukla, R., & Bhat, A. (2017) Risk-taking during feeding: Between- and within-population variation and repeatability across contexts among wild zebrafish. *Zebrafish*, 14(5): 393–403.
- Royauté, R., Berdal, M. A., Garrison, C. R., & Dochtermann, N. A. (2018) Paceless life? A meta-analysis of the pace-of-life syndrome hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(3): 64.
- Schleuter, D., Haertel-Borer, S., Fischer, P., & Eckmann, R. (2007) Respiration rates of Eurasian perch *Perca fluviatilis* and ruffe: Lower energy costs in groups. *Transactions of the American Fisheries Society*, 136(1): 43–55.
- Schoener, T. W. (2011) The newest synthesis: Understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science*, 331(6016): 426–429.
- Schröder, A., Persson, L., & de Roos, A. M. (2009) Culling experiments demonstrate size-class specific biomass increases with mortality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(8): 2671–2676.
- Sébastien, F., Leguay, D., Vergnet, A., Vidal, M.-O., Chatain, B., & Bégout, M.-L. (2016) Unpredictability in food supply during early life influences growth and boldness in European seabass, *Dicentrarchus labrax*. *Applied Animal Behaviour Science*, 180: 147–156.
- Seghers, B. H., & Magurran, A. E. (1991) Variation in schooling and aggression amongst guppy (*Poecilia Reticulata*) populations in Trinidad. *Behaviour*, 118(3–4): 214–234.
- Shoup, D. E., & Ryswyk, R. G. (2016) Length selectivity and size-bias correction for the North American standard gill net. *North American Journal of Fisheries Management*, 36(3): 485–496.
- Sih, A. (2013) Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a conceptual overview. *Animal Behaviour*, 85(5): 1077–1088.

- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7): 372–378.
- Sih, A., Ferrari, M. C. O., & Harris, D. J. (2011) Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*, 4(2): 367–387.
- Sinn, D. L., Apiolaza, L. A., & Moltschaniwskyj, N. A. (2006) Heritability and fitness-related consequences of squid personality traits. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(5): 1437–1447.
- Smith, B. R. & Blumstein, D. T. (2013) Animal personality and conservation biology. The importance of behavioral diversity. Teoksessa: Carere, C. & Maestripieri, D. (toim.) *Animal Personalities. Behavior, physiology, and evolution*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Stamps, J. A. (2007) Growth-mortality tradeoffs and personality traits in animals. *Ecology Letters*, 10(5): 355–363.
- Stamps, J. A., & Groothuis, T. G. G. (2010) Developmental perspectives on personality: implications for ecological and evolutionary studies of individual differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1560): 4029–4041.
- Stenseth, N. C., & Dunlop, E. S. (2009) Unnatural selection. *Nature*, 457(7231), 803–804.
- Stirling, D. G., Réale, D., & Roff, D. A. (2002) Selection, structure and the heritability of behaviour. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(2): 277–289.
- Stoner, A. W. (2004) Effects of environmental variables on fish feeding ecology: implications for the performance of baited fishing gear and stock assessment. *Journal of Fish Biology*, 65(6): 1445–1471.
- Stoner, A. W., & Sturm, E. A. (2004) Temperature and hunger mediate sablefish (*Anoplopoma fimbria*) feeding motivation: implications for stock assessment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(2): 238–246.
- Suski, C. D., & Philipp, D. P. (2004) Factors affecting the vulnerability to angling of nesting male largemouth and smallmouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society*, 133(5): 1100–1106.
- Sutter, D. A. H., Suski, C. D., Philipp, D. P., Klefoth, T., Wahl, D. H., Kersten, P., Cooke, S. J., & Arlinghaus, R. (2012) Recreational fishing selectively captures individuals with the highest fitness potential. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(51): 20960–20965.

- Thaker, M., Vanak, A. T., Owen, C. R., Ogden, M. B., & Slotow, R. (2010) Group dynamics of zebra and wildebeest in a woodland savanna: Effects of predation risk and habitat density. *PLoS ONE*, 5(9): e12758.
- Torres, I. F. A., Júlio, G. S. da C., Figueiredo, L. G., de Lima, N. L. C., Soares, A. P. N., & Luz, R. K. (2017) Larviculture of a carnivorous freshwater catfish, *Lophiosilurus alexandri*, screened by personality type. *Behavioural Processes*, 145, 44–47.
- Traisnel, G., & Pichegru, L. (2019) Boldness at the nest predicts foraging and diving behaviour of female but not male African penguins. *Animal Behaviour*, 150: 113–125.
- Urbatzka, R., Beeck, P., van der Velde, G., & Borcharding, J. (2008) Alternative use of food resources causes intra-cohort variation in the size distribution of young-of-the-year perch (*Perca fluviatilis*). *Ecology of Freshwater Fish*, 17(3): 475–480.
- Urszán, T. J., Garamszegi, L. Z., Nagy, G., Hettyey, A., Török, J., & Herczeg, G. (2015) No personality without experience? A test on *Rana dalmatina* tadpoles. *Ecology and Evolution*, 5(24): 5847–5856.
- Uusi-Heikkilä, S., Wolter, C., Klefoth, T., & Arlinghaus, R. (2008) A behavioral perspective on fishing-induced evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(8): 419–421.
- Uusi-Heikkilä, S., Whiteley, A. R., Kuparinen, A., Matsumura, S., Venturelli, P. A., Wolter, C., Slate, J., Primmer, C. R., Meinelt, T., Killen, S. S., Bierbach, D., Polverino, G., Ludwig, A., & Arlinghaus, R. (2015) The evolutionary legacy of size-selective harvesting extends from genes to populations. *Evolutionary Applications*, 8(6): 597–620.
- Vainikka, A., Tammela, I., & Hyvärinen, P. (2016) Does boldness explain vulnerability to angling in Eurasian perch *Perca fluviatilis*? *Current Zoology*, 62(2): 109–115.
- Vallon, M., Grom, C., Kalb, N., Sprenger, D., Anthes, N., Lindström, K., & Heubel, K. U. (2016) You eat what you are: personality-dependent filial cannibalism in a fish with paternal care. *Ecology and Evolution*, 6(5): 1340–1352.
- Walsh, M. R., Munch, S. B., Chiba, S., & Conover, D. O. (2006) Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery. *Ecology Letters*, 9(2): 142–148.
- van Buskirk, J., McCollum, S. A., & Werner, E. E. (1997) Natural selection for environmentally induced phenotypes in tadpoles. *Evolution*, 51(6): 1983–1992.
- van Oers, K., Drent, P. J., de Goede, P., & van Noordwijk, A. J. (2004) Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1534): 65–73.

- van Wijk, S. J., Taylor, M. I., Creer, S., Dreyer, C., Rodrigues, F. M., Ramnarine, I. W., van Oosterhout, C., & Carvalho, G. R. (2013) Experimental harvesting of fish populations drives genetically based shifts in body size and maturation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(4): 181–187.
- Ward, A. J. W., Thomas, P., Hart, P. J. B., & Krause, J. (2004) Correlates of boldness in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55(6): 561–568.
- Wark, A. R., Greenwood, A. K., Taylor, E. M., Yoshida, K., & Peichel, C. L. (2011) Heritable differences in schooling behavior among threespine stickleback populations revealed by a novel assay. *PLoS ONE*, 6(3): e18316.
- Webster, M. M., & Laland, K. N. (2011) Reproductive state affects reliance on public information in sticklebacks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1705): 619–627.
- Webster, M. M., & Ward, A. J. W. (2011) Personality and social context. *Biological Reviews*, 86(4): 759–773.
- Werner, E. E., & Gilliam, J. F. (1984) the ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1): 393–425.
- White, S. J., Kells, T. J., & Wilson, A. J. (2016) Metabolism, personality and pace of life in the Trinidadian guppy, *Poecilia reticulata*. *Behaviour*, 153(13–14): 1517–1543.
- Wilson, A. D. M., Brownscombe, J. W., Sullivan, B., Jain-Schlaepfer, S., & Cooke, S. J. (2015) Does Angling Technique Selectively Target Fishes Based on Their Behavioural Type? *PLOS ONE*, 10(8): e0135848.
- Wilson, A. D. M., Krause, S., James, R., Croft, D. P., Ramnarine, I. W., Borner, K. K., Clement, R. J. G., & Krause, J. (2014) Dynamic social networks in guppies (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(6): 915–925.
- Wilson, D. S. (1998) Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 353(1366): 199–205.
- Winney, I. S., Schroeder, J., Nakagawa, S., Hsu, Y.-H., Simons, M. J. P., Sánchez-Tójar, A., Mannarelli, M.-E., & Burke, T. (2018) Heritability and social brood effects on personality in juvenile and adult life-history stages in a wild passerine. *Journal of Evolutionary Biology*, 31(1): 75–87.
- Vital, C., & Martins, E. P. (2013) Socially-central zebrafish influence group behavior more than those on the social periphery. *PLoS ONE*, 8(1): e55503.

- Wolf, M., van Doorn, G. S., Leimar, O., & Weissing, F. J. (2007) Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*, 447(7144): 581–584.
- Wrona, F. J. (1991) Group size and predation risk: A field analysis of encounter and dilution effects. *The American Naturalist*, 137(2): 186–201.